REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 225
Tome 60, nº 4 — Mai 1953

Université de Lausanne
Travaux du Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée

Les Chromosomes des Muridæ

Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs

par

ROBERT MATTHEY

Avec les planches 7 à 10 groupant 84 microphotographies, 98 figures et 5 schémas dans le texte.

Publication subventionnée par la Société Académique Vaudoise.

SOMMAIRE

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Le mécanisme et la signification de l'évolution chromosomique sont actuellement très imparfaitement connus; il apparaît que ce sont là des problèmes très importants pour la compréhension du phénomène évolutif et, tant qu'ils ne sont pas résolus, il est douteux qu'une explication générale soit possible.

Des recherches, généralement expérimentales, nous ont révélé plusieurs des modalités selon lesquelles il est possible d'envisager les modifications de la formule chromosomique: il est certain que, par le jeu des inversions et des translocations, nous pouvons expliquer, dans un certain nombre de cas, comment s'est modifiée la constellation des chromosomes, lorsque nous passons d'une espèce à une autre.

L'observation, d'autre part, nous révèle également des faits importants: dans un groupe systématique donné, de la valeur du genre ou de la famille, il est fréquent que toutes les espèces aient la même formule chromosomique; l'évolution ne s'est donc pas accompagnée de modifications microscopiquement visibles dans l'équipement chromosomique et doit donc s'être fondée sur des mutations géniques essentiellement: toutes les *Rana* ont vingt-six chromosomes; tous les *Bufo* vingt-deux. Mais il existe aussi de nombreux cas où, dans un même genre, dans une même famille, il règne une très grande diversité: la famille des *Muridae* est un magnifique exemple de ce polymorphisme, et, au sein de cette famille, le genre *Microtus* un exemple non moins remarquable. Devons-nous dès lors admettre que les coupures familiales ou génériques pratiquées par les systématiciens ne sont pas comparables chez les Anoures et chez les Rongeurs ? En d'autres termes, les deux types d'organisations chromosomiques que nous venons de signaler sont-ils objectivement établis ? Il est certain que la question se pose, car chacun sait que tel caractère, utilisé dans un groupe pour distinguer les genres, ne permet même pas, dans tel groupe voisin, de séparer les espèces. Cependant, comme nous l'avons montré (1949), on peut dire que, d'une manière générale, une uniformité des conditions chromosomiques caractérise plutôt les groupes très anciens, à caractère résiduel, alors qu'une grande diversité est

presque de règle dans les classes plus récentes, et florissantes encore, des Vertébrés. Dès lors, on ne peut se soustraire à l'impression que, dans un groupe systématique donné, il existe des équipements chromosomiques plus favorables que d'autres et que, finalement, une longue sélection laisse seuls subsister. Mais où porte la sélection ? Est-ce sur les facteurs mécaniques de la mitose, par exemple ? Nous ne savons rien à ce sujet et notre ignorance est également totale sur d'autres points: est-il avantageux d'avoir peu ou beaucoup de chromosomes ? Si, dans un genre, nous pouvons admettre que le matériel génique fondamental est à peu près le même pour toutes les espèces, quelles sont les conséquences d'une répartition de ce matériel entre trente ou soixante chromosomes ? A première vue, on peut penser que le « linkage » étant moins prononcé dans le second cas, les individus dotés d'un grand nombre de chromosomes fourniront un nombre plus élevé de combinaisons génotypiques, ce qui, *a priori*, pourrait permettre une adaptation plus aisée. Cependant, si dans le premier cas, il se produit de très nombreux « crossing over », il est fort possible qu'il n'y ait pas de différences entre espèces à nombres bas et à nombres élevés. Les effets de position viennent encore obscurcir les données du problème.

Nous avons là un champ d'études qui exige une extension considérable des recherches portant sur la cytologie chromosomique comparée. La stupéfiante diversité des équipements chromosomiques chez les *Muridae* nous a conduit à choisir cette riche famille. Nos investigations ont porté sur quinze espèces et une sous-espèce qui n'avaient, jusqu'ici, fait l'objet d'aucune recherche d'ordre cytologique; d'autre part, nous avons tenu à réexaminer quatorze espèces déjà étudiées par divers auteurs, par nos élèves ou par nous-même et à élucider un certain nombre de points demeurés douteux.

En effet, si notre propos principal demeure d'ordre phylétique, nous n'ignorons pas qu'il nous faudra accumuler encore beaucoup de documents avant de pouvoir faire œuvre de synthèse. Mais, au cours de notre travail, nous rencontrons heureusement des problèmes plus limités, d'ordre strictement cytologique. Nous nous sommes spécialement attaché à résoudre les questions relatives au mode de ségrégation des hétérochromosomes et à la nature même de ceux-ci. De plus, nous avons rencontré un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dont l'analyse s'est révélée facile.

Si nous faisons abstraction des innombrables travaux sur le Rat et la Souris, la situation bibliographique est simple: la cytologie comparée des *Muridae* a fait l'objet de recherches modernes étendues conduites par Makino, au Japon, et par moi-même en Suisse. Les contributions des autres auteurs (Cross, Koller, Muldal, Renaud, Tateishi) sont peu nombreuses, portent sur un petit nombre d'espèces et sont de valeurs très inégales.

Les documents utilisés dans ce travail ont fait l'objet de trois notes préliminaires citées dans mon index bibliographique.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les *Muridae* étudiés dans ce mémoire appartiennent aux sous-familles des *Murinae*, *Cricetinae*, *Gerbillinae* et *Microtinae*.

J'ai piégé moi-même les espèces indigènes, en particulier l'intéressant *Pitymys fatioi* qui n'est connu que des environs de Zermatt. M. V. Schwentker, de Tumblebrook-Farm (E.U.) m'a fait gracieusement cadeau de plusieurs exemplaires de *Clethrionomys gapperi* et de *Peromyscus leucopus*. Quelques ♂♂ de *Microtus orcadensis* m'ont été envoyés, à l'instigation du Dr Harrison-Matthews, directeur de la Zoological Society, par MM. Cansdale, superintendant, et par le Dr L. Sachs (John Innes Horticultural Institution). Tous les autres sujets m'ont été fournis par M. F. Petter, assistant au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, et par le Dr M. Baltazard, directeur de l'Institut Pasteur d'Iran. La collaboration de ces deux excellents systématiciens m'a été des plus utiles et j'exprime à mes pourvoyeurs désintéressés ma grande reconnaissance. Celle-ci va également à mon collègue, le professeur Charles Blanc, qui a bien voulu examiner les problèmes de statistique évoqués dans ce travail.

Technique: L'incomparable méthode de fixation due à Minouchi (1928) a été jusqu'ici la seule que j'ai utilisée. Pour des recherches de cytologie comparée, cette technique présente cependant de gros inconvénients: c'est une méthode lente, puisqu'elle exige l'emploi du microtome, et c'est une méthode capricieuse qui ne réussit pas toujours. Lorsqu'on doit étudier un matériel rare et dont on ne possède que peu de spécimens, un échec est toujours à craindre. En fait, il est difficile pour un chercheur d'étudier plus d'une demi-douzaine d'espèces annuellement; or, la morphologie

comparée exige un matériel considérable et des résultats acquis aussi lentement me laissaient peu d'espoir de constituer, dans un temps pas trop étendu, une collection cytologique suffisante. Très heureusement ces conditions défavorables ont été bouleversées par une nouvelle méthode due à Makino et Nishimura (1952). Le principe de cette méthode est des plus simples: il consiste en un prétraitement de fragments testiculaires par l'eau, avant la fixation. Il est probable que l'effet de ce prétraitement est de gonfler considérablement les cellules et, par là, d'espacer beaucoup les chromosomes qui, dès lors, ne manifestent plus la tendance à fusionner si manifeste avec la plupart des fixateurs. Makino et Nishimura, après avoir laissé les fragments dans l'eau pendant cinq à dix minutes, fixent cinq minutes dans une solution d'acide acétique 10-15%, rincent à l'eau distillée à deux ou trois reprises, puis colorent en masse par la fuchsine basique en solution éthylique ou lactique. Les fragments, soigneusement lavés à l'eau, sont alors écrasés entre lame et lamelle, éventuellement montés à l'euparal. Les résultats sont beaucoup meilleurs, d'après mon expérience, en adoptant, pour les Mammifères, la procédure suivante.

1. Découper à l'aide de ciseaux bien tranchants de petits fragments testiculaires et placer ceux-ci dans l'eau distillée pour sept minutes environ; la température de l'eau semble indifférente et je n'ai pas constaté de différences entre 5 et 20°.

2. Fixer à l'acide acétique à 50% pendant vingt minutes.

3. Prendre un fragment, le déposer sur une lame revêtue d'une pellicule d'albumine sèche, le couvrir d'une lamelle grasse 25 × 35 et écraser très fortement. Pour éviter la rupture des préparations, je pose la lame sur un matelas de papier, recouvre la lamelle d'un coussinet épais de papier filtre et pose sur celui-ci une plaque de verre épaisse sur laquelle j'exerce la plus forte pression possible.

4. Plonger ces préparations dans une cuvette pleine d'alcool à 70°. Après une heure environ les lamelles tombent d'elles-mêmes. Sinon, il suffit de secouer sèchement la préparation pour se débarrasser du couvre-objet.

5. Laver à l'eau distillée.

6. Hydrolyser par HCl/N pendant 12 minutes à 56°.

7. Laver à l'eau distillée.

8. Colorer par la fuchsine sulfureuse pendant 1 à 6 heures.

9. Laver à l'eau courante, déshydrater rapidement et monter au Baume ou à l'Euparal.

Si l'animal dont on a tiré le matériel présentait une spermatogénèse active, sept à huit préparations sont suffisantes pour obtenir tous les stades désirés.

Le résultat, comparé à celui que l'on obtient par la méthode des coupes après fixation selon Minouchi, est pleinement satisfaisant. L'espacement des chromosomes permet des numérations très faciles dans les divisions diploïdes, les stades prémétaphasiques étant particulièrement favorables. Cependant, la détermination du mode d'attachement demeure en général très difficile; si, dans certains cas (voir par exemple fig. 18 et ph. 17), le centromère est bien visible et figure une brève constriction achromatique, préciser sa position est le plus souvent malaisé: dans les métaphases, seuls les grands métacentriques situés à la périphérie sont immédiatement reconnaissables, les petits éléments centraux étant trop contractés pour être accessibles à l'analyse; d'autre part, dans les prémétaphases, les chromosomes présentent souvent des courbures ou des angles assez abrupts, dus, soit à l'existence d'une spirale relique, soit à la contrainte qu'exerce sur eux le milieu nucléaire. De plus, dans ces prémétaphases, certains éléments, en raison de l'écrasement, sont placés « sur le flanc » et se montrent formés de deux chromatides nettement espacées; la position du kinétochore est alors assez facile à repérer; mais d'autres éléments apparaissent comme homogènes, les deux chromatides étant superposées, et il n'est pas possible de repérer leur centromère.

A la métaphase I, la détermination du type des petits bivalents est également très peu sûre. Et pourtant les divisions réductionnelles sont très bien fixées et la structure des tétrades souvent plus claire que dans le matériel qui a été débité en coupes. Si, dans les régions les plus écrasées, les situations réciproques des chromosomes ont été altérées par la pression exercée sur la lamelle, on trouvera toujours des zones où l'arrangement métaphasique est respecté, comme l'atteste le sentiment de beauté géométrique que suscitent de telles figures. Enfin, contrairement à ce qui se passe lorsqu'on examine des « squashes » n'ayant pas subi de prétraitement aqueux, les chromosomes eux-mêmes ne sont pas gonflés. On peut estimer

que dans les coupes les cellules sont contractées, alors que dans les préparations par écrasement, elles sont gonflées. Il est intéressant de comparer par exemple les figures 78 (squash) et 79 (coupe) qui représentent des métaphases I du même animal dessinées au même grossissement: la supériorité de la nouvelle méthode apparaît clairement. Cependant, le comportement des hétérochromosomes à la métaphase I et II est souvent plus compréhensible dans les coupes et, si l'étude des phases préméiotiques est toujours difficile et entachée d'incertitudes, le matériel élaboré selon Minouchi est très supérieur à celui que donne la méthode par écrasement. En résumé, les deux techniques se complètent admirablement, mais, pour établir rapidement la formule chromosomique d'un Mammifère, les « squashes » sont amplement suffisants.

Un autre avantage doit encore être signalé: les préparations par écrasement peuvent être photographiées très facilement, alors que le résultat est toujours médiocre lorsqu'on photographie des cinèses contenues dans des coupes, relativement épaisses et dont les divers plans ne peuvent être simultanément au point. Les photographies permettent de supprimer complètement l'usage fastidieux de la chambre claire et peuvent être utilisées directement comme « esquisse ». J'ai procédé de la façon suivante: par l'usage d'un appareil « Miflex » avec la combinaison optique Imm. $^1/_{16}$ X Oc. comp. 8, le grossissement est de 600 diamètres. Les positifs sont agrandis trois fois et ramenés à 1620 par la reproduction. Quant aux dessins, ils résultent de l'agrandissement au double de l'« esquisse » photographique, agrandissement compensé par la reproduction, ce qui donne un grossissement final de 1800 diamètres.

REVISION DES DONNÉES RELATIVES A QUATORZE ESPÈCES DE MURIDAE ÉTUDE DE QUINZE ESPÈCES ET D'UNE SOUS-ESPÈCE NOUVELLE POUR LA CYTOLOGIE

Sous-famille des Murinae

1. *Apodemus sylvaticus* L. (pl. 7, ph. 1 et 2; fig. 1).
2. *Rattus norvegicus* Berkenh. (pl. 7, ph. 3; fig. 2).
3. *Mus musculus bactrianus* Blyth (fig. 3).

Ces trois espèces ont fait l'objet d'études cytologiques nombreuses et je me suis contenté de donner ici quelques figures. Chez *Apodemus sylvaticus*, j'ai pu examiner plus de cinquante métaphases I parfaitement fixées sans rencontrer une seule image de pré-réduction. *Mus musculus bactrianus* est identique à *M. musculus* L.

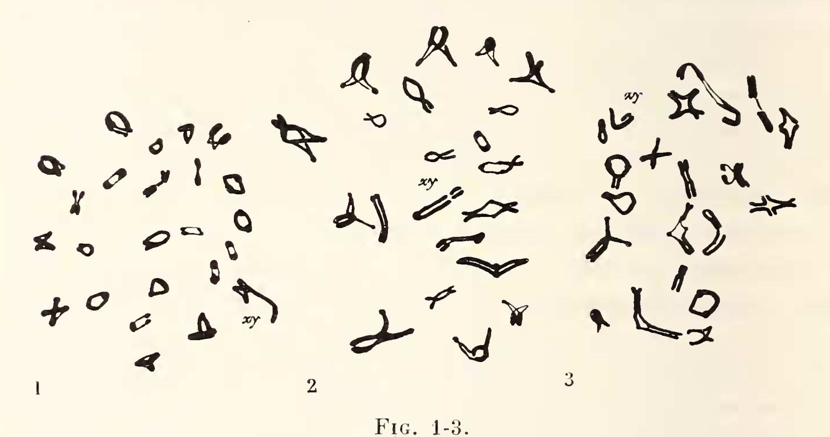


Fig. 1-3.

Fig. 1: *Apodemus sylvaticus*. Métaphase I. × 1.800. — Fig. 2: *Rattus norvegicus*. Métaphase I. × 1.800. — Fig. 3: *Mus musculus*. Métaphase I. × 1.800.

4. *Nesokia indica* Gray et Hardwicke (pl. 7, ph. 4-11; fig. 4-11).

Divisions spermatogoniales (ph. 4, 5, 11; fig. 4, 5, 11).

A la prophase, les chromosomes sexuels **X** et **Y** apparaissent nettement en raison de leur forte hétérochromatie positive; ce sont des métacentriques, de grande taille, bien que leurs dimensions soient encore inférieures à ce qu'elles seront plus tard; à la métaphase, il est aisé de compter quarante-deux éléments; l'**X** est immédiatement reconnaissable comme le chromosome le plus long, métacentrique à bras légèrement inégaux et qui mesure 10 μ. Viennent ensuire cinq chromosomes, de taille à peu près égale (6 μ), parmi lesquels doit se trouver l'**Y**. A ce stade les hétérochromosomes ne manifestent aucune hétérochromatie. Quant aux autosomes, lesquels forment une série régulièrement décroissante, leur type d'attachement est très difficile à définir. La plupart d'entre eux sont probablement des acrocentriques.



Fig. 4-11.

Nesokia indica.

Fig. 4-5: métaphases spermatogoniales. — Fig. 6-9: métaphases I. — Fig. 10: l'**X** et l'**Y** dans une métaphase I. — Fig. 11: prophase spermatogoniale. × 1.800.

Divisions méiotiques (ph. 6-10; fig. 6-10).

Chez *Nesokia indica*, nous trouvons la clef d'un problème qui nous avait souvent préoccupé: lorsqu'on dispose de coupes seulement, il est fréquent d'observer que le nombre d'éléments à la première cinèse varie entre **N** et **N** + 1. Or, dans le cas particulier, la majorité des métaphases I montre une absence d'union entre l'**X** et l'**Y**. La première idée que suscite cette constatation, c'est que la technique d'écrasement a écarté les deux constituants du complexe sexuel. Mais cette hypothèse est inadmissible: dans les figures que je donne, l'arrangement normal de la constellation équatoriale est visiblement respecté et cependant l'**X** et l'**Y** peuvent être très éloignés l'un de l'autre (fig. 7 et 9); deux métaphases, immédiatement contiguës (fig. 8), montrent, l'une, une liaison de l'**X** et de l'**Y**, l'autre une absence de liaison. Et dans ce cas, comme dans celui de la figure 7, l'**X** a la forme d'un anneau, distinctement fissuré, et, comme l'**Y**, hétérochromatiquement négatif, ce qui apparaît nettement sur les photographies 6 et 7; les photographies 9 et 10 montrent que l'**X** peut également se présenter sous la forme d'un **V** (fig. 9 et 10).

Comment expliquer la forme en anneau ? Dans une interprétation chiasmatique, nous pourrions supposer que les deux extrémités des deux bras sont homologues, que l'**X** soit un isochromosome, ou bien qu'il y ait eu duplication et translocation interbrachiale d'un segment. Plus simplement, je serais tenté d'admettre que, dans le cas habituel d'une union de l'**X** et de l'**Y**, celle-ci se fait par simple adhésion aux dépens de la substance visqueuse (hétérochromatine) au sein de laquelle se fait l'évolution préméiotique; les noyaux pachytènes montrent effectivement une seule masse hétérochromatique et la séparation de l'**X** et de l'**Y** est donc un phénomène tardif; lorsque l'**X** est séparé de l'**Y**, il est possible que ce soit dû au fait que l'agglutination se fait entre les deux extrémités de l'**X** (cas de l'**X** en anneau), ou ne se fait pas du tout (cas de l'**X** isolé en **V**).

Ce sont dans les métaphases où l'**X** et l'**Y** sont unis que ces éléments révèlent leurs plus grandes dimensions: dans les figures 6 (ph. 8) et 8 (ph. 7), l'**X** dépasse 12 μ et l'**Y** 9 μ et semblent donc plus déspiralisés encore que dans les mitoses diploïdes. Un coup d'œil sur les figures 6-10 montre cependant que ces dimensions varient beaucoup, sans qu'il soit possible de discriminer avec certi-

tude la part que jouent les artifices de fixation dans cette variation. Comme je l'ai dit en 1952, les figures où l'extension est maximum semblent aussi les mieux fixées.

Comme nous le verrons ultérieurement, *Nesokia indica* pose un intéressant problème d'ordre systématique et phylétique.

Sous-famille des Cricetinae

5. *Peromyscus leucopus* Rafinesque (pl. 7, ph. 12-14; fig. 12-14).

J'ai montré (1952) que le *Cricetinae* américain, *Sigmodon hispidus*, différait beaucoup cytologiquement, en particulier par la morphologie de ses chromosomes sexuels, des formes européennes. Il était intéressant de voir si cette remarque pouvait être généralisée.

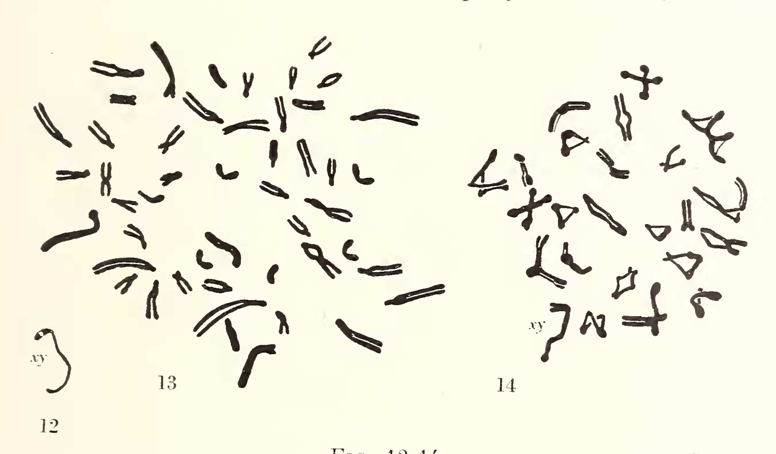


Fig. 12-14.
Peromyscus leucopus.
Fig. 12: le complexe **X-Y** à la métaphase I. — Fig. 13: métaphase spermatogoniale. — Fig. 14: métaphase I. — × 1.800.

Divisions spermatogoniales (ph. 13; fig. 13).

Comme Cross (1931) l'avait montré, l'espèce est dotée de quarante-huit chromosomes, la plupart acrocentriques, deux couples de grands éléments étant sub-métacentriques.

Divisions méiotiques (ph. 12, 14; fig. 12, 14).

Le complexe **X-Y** est immédiatement reconnaissable parmi les vingt-quatre bivalents; il a la forme d'un **L** couché et ce complexe, comme le montre la figure 12, est formé d'un très petit **Y** (moins de 1 μ) et d'un **X** acrocentrique, long d'un peu plus de 5 μ, ce qui

permet de l'identifier comme l'un des plus grands éléments des cinèses diploïdes. Le centromère semble placé si près de l'extrémité proximale que le bras court est pratiquement inexistant. Les conditions sont donc voisies de celles de *Sigmodon hispidus*.

6. *Neotoma floridana* Ord. (pl. 7, ph. 15, 16; fig. 15-17).

Divisions spermatogoniales (ph. 16, fig. 15).

Cross (1931) a déterminé exactement le nombre de chromosomes: 2 **N** = 52. La figure 15 permet de constater l'existence de deux grands métacentriques et de deux grands sub-métacentriques; parmi les éléments moyens, il existe encore un couple sub-métacentrique; la plupart des autres chromosomes semblent être acrocentriques.

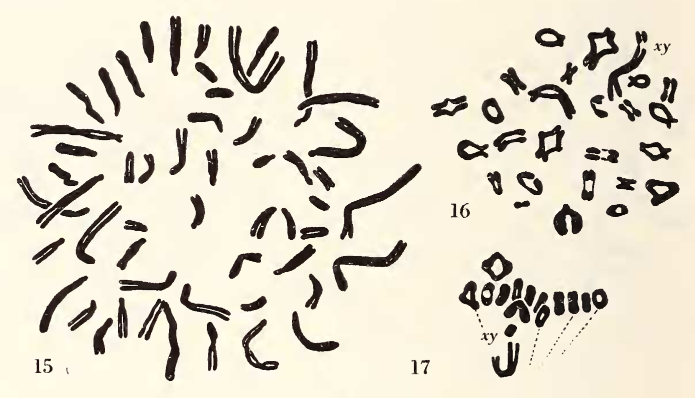


Fig. 15-17.
Neotoma floridana.
Fig. 15: métaphase spermatogoniale. — Fig. 16: métaphase I. — Fig. 17: métaphase I, en profil. — × 1.800 (15 et 16) ou 3.600 (17), cette dernière d'après une coupe.

Divisions méiotiques (ph. 14, 15; fig. 16, 17).

Nous comptons vingt-six bivalents le plus souvent, parfois vingt-sept éléments au total, ce qui nous indique que la liaison entre l'**X** et l'**Y** peut manquer. L'identification du complexe sexuel est d'ailleurs très difficile, car tous les bivalents sont très contractés; les figures 16 (frottis) et 17 (coupe) montrent un **X** en forme de **V** à bras subégaux et un **Y** en court bâtonnet placé dans le prolongement du bras long. Comme nous le verrons, à propos de *Clethrionomys glareolus*, il est possible que cette position soit secondaire et qu'au début

de la métaphase l'**Y** soit dans le prolongement du bras court. Ainsi, et bien que j'aie disposé de 7 ♂♂, mes observations ne peuvent être considérées comme définitives.

7. *Cricetulus migratorius* PALLAS (pl. 7, ph. 17; fig. 18, 19, 95-98).

Les conditions chromosomiques sont identiques à celles que j'ai décrites (1952) chez *C. griseus*; je puis donc être très bref.

D i v i s i o n s s p e r m a t o g o n i a l e s (ph. 17; fig. 18).

Il y a vingt-deux chromosomes, dont au moins dix-huit métacentriques, les éléments grands et moyens entrant tous dans cette catégorie. L'**X** et l'**Y** sont les plus grands de tous, celui-là métacentrique, celui-ci submétacentrique.

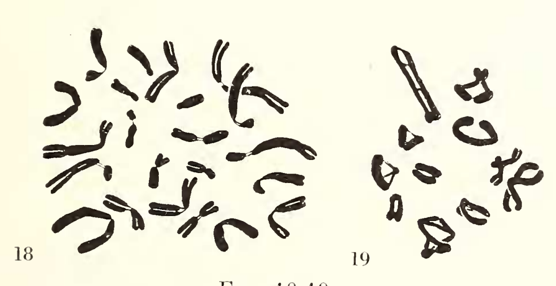


FIG. 18-19.
Cricetulus migratorius.
Fig. 18: métaphase spermatogoniale. — Fig. 19: métaphase I. — × 1.800.

D i v i s i o n s m é i o t i q u e s (fig. 19).

Nous trouvons onze bivalents et le comportement de l'**X-Y** est identique à celui de *Cricetulus griseus*. (Pour l'étude de la diplotènie et de la diacinèse, se reporter à la page 275 et aux figures 95-98).

8. *Mesocricetus auratus* WATERHOUSE (pl. 7, ph. 18, 19; fig. 20, 21).

Je ne puis que confirmer ici mes observations de 1952 en soulignant deux points particuliers que l'étude de mon nouveau matériel m'a permis de préciser. 1° Dans cette espèce où KOLLER (1938) trouvait 18,4% de post-réduction, j'ai pu examiner une centaine de métaphases I où je n'ai vu que de la pré-réduction; 2° Il est fréquent que l'**X** et l'**Y** soient séparés l'un de l'autre à la métaphase I (fig. 18); cette figure ne semble pas avoir été perturbée par le mode de préparation. D'ailleurs, même si la séparation de l'**X**

et de l'**Y** était due à un artifice, celui-ci serait « significatif » en ce que seul le bivalent sexuel aurait été disloqué alors que toutes les tétrades autosomiques sont intactes. Nous aurions là, et bien que

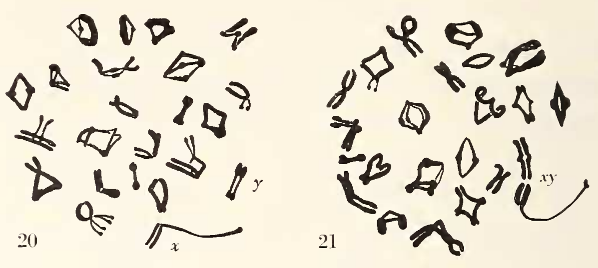


Fig. 20-21.
Mesocricetus auratus.
Métaphases I. × 1.800.

la liaison **X-Y** soit effectuée par un chiasma, l'indice de la fragilité de cette liaison, ce qui suggère qu'elle n'est pas, en dépit des apparences, de même nature que celle qui intervient entre autosomes homologues.

9. *Mesocricetus brandti* Nehring (pl. 7, ph. 20; fig. 22).

Cette forme, souvent considérée comme une sous-espèce de *M. auratus* en diffère chromosomiquement et doit être considérée

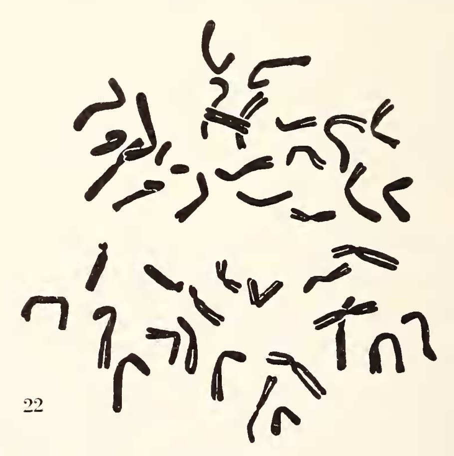


Fig. 22.
Mesocricetus brandti.
Métaphase spermatogoniale. × 1.800.

vraisemblablement comme une « bonne » espèce, différant du Hamster doré comme du *M. raddei* NEHRING.

Divisions spermatogoniales (ph. 20; fig. 22).

Il y a 42 chromosomes (44 chez *M. auratus*), la plupart des éléments étant métacentriques. En raison de la difficulté qu'il y a à préciser exactement la position du centromère chez les *Mesocricetus*, il ne m'est pas possible de décider si la différence entre les deux espèces est imputable à une fusion centrique. Mon matériel, représenté par deux jeunes ♂♂, ne renfermait pas encore de divisions réductionnelles.

Sous-famille des Gerbillinae

10. *Tatera indica* HARDWICKE (pl. 7 et 8, ph. 21-23; fig. 23-31).

Les conditions cytologiques sont difficiles à définir, en raison du nombre élevé des chromosomes.

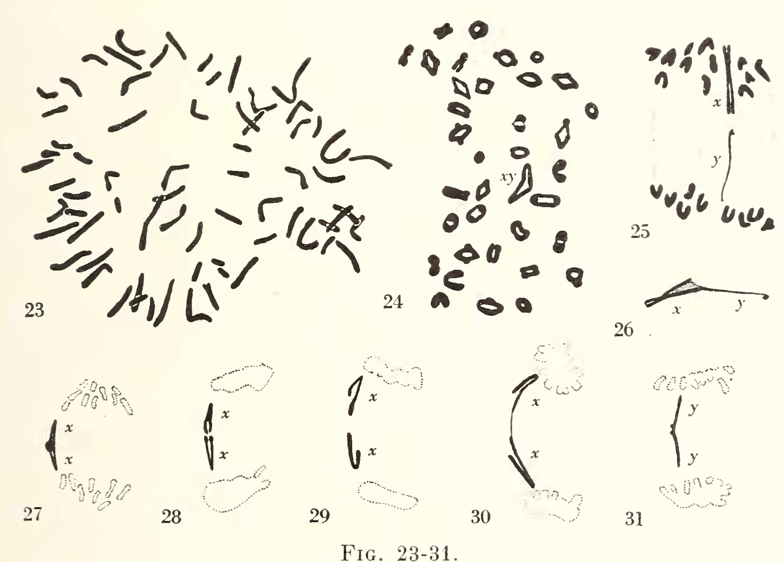


FIG. 23-31.
Tatera indica.

Fig. 23: métaphase spermatogoniale. — Fig. 24: métaphase I. — Fig. 25: anaphase I. — Fig. 26: le complexe **X-Y** à la métaphase I. — Fig. 27-31: anaphase II. — × 1.800 (23-26) ou 3.600 (27-31), ces dernières d'après des coupes.

D i v i s i o n s s p e r m a t o g o n i a l e s (ph. 23; fig. 23).

Le nombre diploïde, 2 **N** = 72, n'a pu être établi avec certitude par l'observation directe et, dans l'original de la figure 23, un certain nombre de points demeurent un peu douteux. La forme des chromosomes est également difficile à préciser: il semble cependant qu'il n'y ait que peu de métacentriques, de quatre à six paires environ [1].

D i v i s i o n s m é i o t i q u e s (ph. 21, 22; fig. 24).

Une série de figures sont tout à fait claires, révélant l'existence de trente-six bivalents; l'un d'entre eux présente les mêmes caractères que nous retrouverons dans le complexe sexuel des autres *Gerbillinae*; comme nous le verrons encore, dans cette sous-famille, comme chez les *Cricetinae* paléarctiques, l'**X** est un grand chromosome métacentrique et l'**Y** un chromosome également grand et submétacentrique. Or, le bivalent désigné comme **X-Y** dans la figure 24 correspond bien à ce signalement. D'autre part, les trop rares figures anaphasiques que j'ai analysées, et dans les coupes seulement (fig. 25, 26) montrent effectivement un **X** métacentrique, alors que le bras court du chromosome **Y** semble peu développé, en tout cas beaucoup moins que chez les autres *Gerbillinae*. La figure 26 permet en outre de noter les restes de la substance visqueuse caryosomique dans laquelle le complexe sexuel a accompli son évolution préméiotique.

La pré-réduction étant de règle, nous devions nous attendre à trouver, avec des fréquences approximativement égales, des anaphases II avec les **X** métacentriques et d'autres avec les **Y** acrocentriques. En fait, la première catégorie est richement représentée dans mes coupes (fig. 27-30), alors que seule la figure 31 correspond peut-être à la seconde; la chose n'est même pas certaine, car, dans la région médiane, on distingue un petit croisillon, ce qui laisse supposer que c'est à une dyade métacentrique dont les bras sont parallèles que nous avons affaire. Il paraît donc vraisemblable que, dans les figures 25 et 26, le bras court de l'**Y** est particulièrement contracté. Les figures 27 et 28, où les chromosomes sexuels sont parfaitement métacentriques correspondraient à des anaphases II

---

[1] Ce travail était sous presse lorsque j'ai eu connaissance des décomptes établis par Sachs (1952) chez *Tatera indica ceylonica*: 2 N = 72. D'autre part, Tobias (1952) fixe à 34 le nombre diploïde de *Tatera brantsii draco*, espèce sud-africaine.

dotées de l'**X**, alors que les figures 29 et 31 pourraient représenter des anaphases II véhiculant l'**Y**. La figure 24 nous montre en effet un bivalent sexuel dont les constituants semblent tous deux métacentriques.

11. *Gerbillus pyramidum* GEOFFROY (pl. 8, ph. 24-41; fig. 32-42).

Cette espèce présente un intérêt tout particulier en raison du fait qu'elle est dotée de chromosomes sexuels multiples. C'est seulement le deuxième cas connu chez un Euthérien, le premier ayant

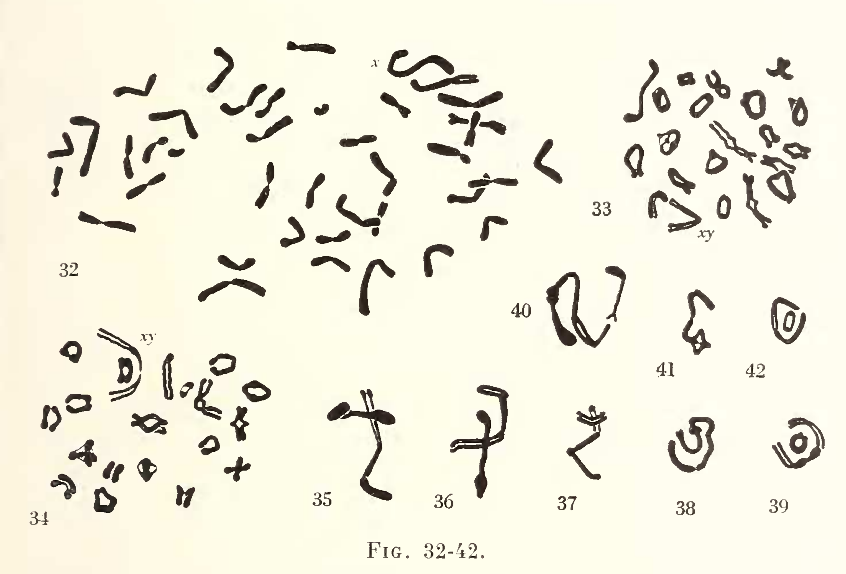


FIG. 32-42.

Gerbillus pyramidum.

Fig. 32: métaphase spermatogoniale. — Fig. 33-34: métaphases I. — Fig. 35-42: configurations diverses des chromosomes sexuels multiples à la métaphase I. — × 1.800.

ment le deuxième cas connu chez un Euthérien, le premier ayant été découvert chez *Sorex araneus*, un Insectivore, par mon élève R. BOVEY (1949). Chez les Marsupiaux, deux cas sont également connus, celui de *Macropus ualabatus* (AGAR, 1923) et celui de *Potourus tridactylus* (SHARMAN, MC INTOSCH et BARBER, 1950).

J'ai étudié 2 ♂♂ de *Gerbillus campestris*, reçus de M. F. Petter, et provenant de Béni-Abbès. Chez ces deux individus, les conditions étaient identiques.

D i v i s i o n s   s p e r m a t o g o n i a l e s (ph. 24-26; fig. 32). Il y a 40 chromosomes qui sont probablement tous méta- ou sub-métacentriques. L'identification du chromosome **X**, le plus grand de tous, est facile; celui du chromosome **Y** ne peut être faite avec certitude.

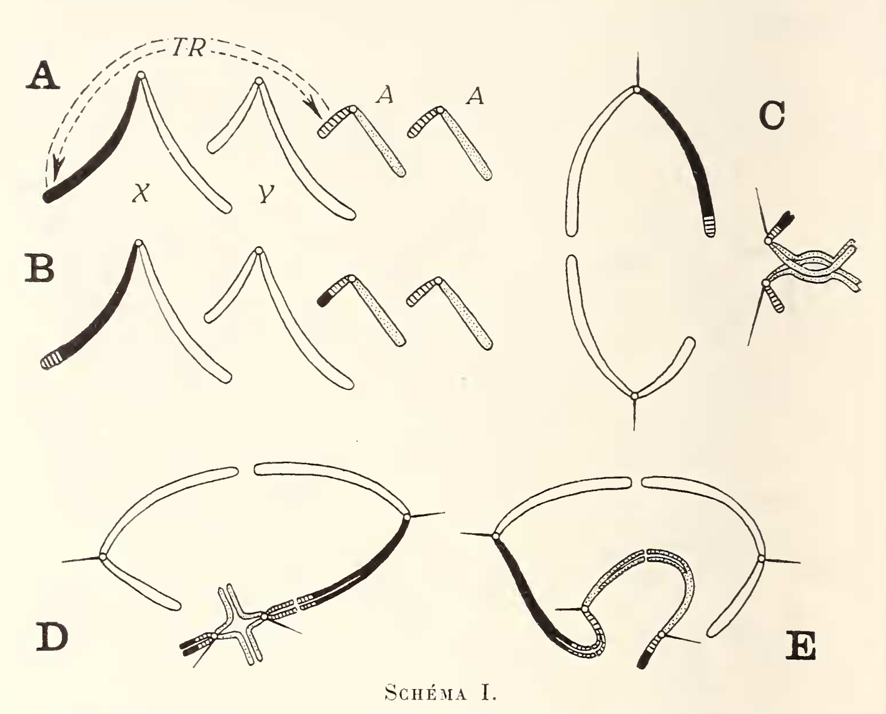


Schéma I.

Genèse des chromosomes sexuels multiples chez *Gerbillus pyramidum*. A: Statut primitif supposé: l'**X**, l'**Y** et une paire d'autosomes; une translocation *(tr.)* se produit entre un des bras de l'**X** et le bras court d'un autosome. — B: Conditions réalisées après translocation. — C: Le bivalent **X-Y** et la tétrade autosomale demeurent indépendants; il ne s'est pas produit de chiasma entre le bras court de l'autosome intact et le court segment autosomique transloqué sur l'**X**. — D et E: Deux configurations métaphasiques où l'union de l'**X-Y** avec l'autosome intact s'effectue par un chiasma.

D i v i s i o n s   m é i o t i q u e s (ph. 27-40; fig. 33-42).

Nous sommes en présence de deux types de métaphases I que j'ai rencontrés avec des fréquences sensiblement égales: dans le premier type (fig. 33), il y a 20 bivalents: l'**X** est un grand **V** (5 μ) à bras subégaux; à l'extrémité de l'un de ces bras, il est en contact avec l'**Y** par le bras court de celui-ci; l'**Y** est plus petit que l'**X**

(environ 3 μ), et métacentrique également. Le second type, bien particulier, montre l'**X**-**Y** uni à une tétrade autosomale (fig. 35-38, 40-41) ou tout près de celle-ci (fig. 34, 39, 42). Les configurations que j'ai dessinées peuvent toutes s'expliquer très aisément, en admettant une courte translocation entre l'extrémité du bras impair de l'**X** et le bras court d'un autosome, selon le schéma I. Lorsque nous avons affaire au «type normal» (fig. 33), c'est qu'il n'y aura pas eu d'union zygotène entre les brefs segments transloqués, qui doivent être très courts puisque, à ce niveau, nous n'avons jamais, lorsque l'union s'est effectuée, formation d'un chiasma cruciforme (Sch. I).

Le type « associé » nous montre par contre que l'association zygotène entre segments transloqués s'est produite; quant au type où il y a simplement approximation étroite du complexe **X**-**Y** et de la tétrade autosomique, nous estimons qu'il résulte d'une liquidation du chiasma entre segments transloqués. Qu'il en soit bien ainsi résulte de l'analyse des métaphases II (ph. 41) dont j'ai pu étudier une trentaine de plaques, lesquelles, sans exception, montrent 20 dyades. Le cas de *Gerbillus pyramidum*, tout en étant passible du même type d'explication que celui des trois autres cas connus chez les Mammifères, en diffère cependant en ce qu'il n'y a pas eu perte d'un centromère et que l'association du complexe sexuel et d'une paire d'autosomes est facultative et non obligée, ce que j'ai rattaché causalement à la brièveté des segments transloqués. Il est remarquable que, dans les quatre cas, nous ayons affaire à des espèces qui, chacune dans son groupe systématique respectif, se distingue par un très petit nombre de chromosomes et par le caractère métacentrique de ceux-ci.

Potourus tridactylus	2 **N** = 13 (SHARMAN, MC INTOSCH, BARBER, 1950)
P. breviceps	2 **N** = 22
Macropus ualabatus	2 **N** = 11 (AGAR, 1923)
M. giganteus	2 **N** = 22
M. parryi	2 **N** = 16
Gerbillus pyramidum	2 **N** = 40
G. campestris	2 **N** = 56
Sorex araneus	2 **N** = 23 (BOVEY, 1949)
Autres Musaraignes	2 **N** = 42, 52.

Il est incontestable que la possession de chromosomes sexuels multiples est un phénomène secondaire, postérieur à la différenciation des espèces, tout au moins dans les genres *Potourus*, *Macropus* et *Gerbillus* (nous ne connaissons pas les conditions chez d'autres *Sorex*). Nous avons donc ici une indication sur le sens de l'évolution chromosomique: l'apparition de chromosomes sexuels



Fig. 43-45.

Gerbillus campestris.

Fig. 43: métaphase I. — Fig. 44: anaphase I. — Fig. 45: anaphase II. — × 3.600 (d'après des coupes).

multiples chez des espèces où tous les chromosomes sont métacentriques nous démontre que la métacentrie intégrale est secondaire et que, par conséquent, dans plusieurs groupes tout au moins, un nombre peu élevé de chromosomes ne correspond pas à des conditions primitives. D'autre part, nous trouvons dans ces divers cas de chromosomes sexuels multiples l'illustration d'un principe formulé par White (1945) et selon lequel tous les chromosomes d'un organisme ont tendance à subir le même type de transformation (principe du changement homologue). N'est-il pas frappant de constater que, lorsque toutes les fusions centriques possibles sont intervenues, le processus de translocation tend à continuer et se manifeste alors par des échanges entre autosomes et hétérochromosomes ? Nous pouvons voir là que l'évolution chromosomique peut, dans certains cas tout au moins, affecter une allure orthogénétique.

12. *Gerbillus campestris* Levaillant (fig. 43-45).

Les testicules des deux ♂♂ dont j'ai disposé ont été étudiés par la méthode des coupes. Les documents recueillis sont insuffisants pour l'étude des cinèses diploïdes, lesquelles, étant donné le nombre **N**, doivent renfermer 56 chromosomes.

Divisions méiotiques.

28 bivalents forment la constellation métaphasique (fig. 43). A l'anaphase, la disjonction du couple **X-Y** est facile à observer: les deux hétérochromosomes sont métacentriques, l'un (**X**) à bras sub-égaux, l'autre (**Y**) à bras inégaux. Comme chez tous les *Gerbillinae*, et, d'une manière générale, chez tous les Rongeurs ayant deux grands hétérochromosomes métacentriques, ceux-ci sont bien reconnaissables à l'anaphase II (fig. 43).

13. *Meriones lybicus lybicus* Licht (pl. 8, ph. 48; fig. 49).

14. *M. lybicus erythroura* Gray (pl. 8, ph. 49; fig. 46).

15. *M. shawi* Duvernoy (pl. 8, ph. 46, 47; fig. 47, 48).

16. *M. persicus* Blanford (pl. 8, ph. 42, 43; fig. 50).

Le genre *Meriones* est systématiquement très difficile. Au point de vue cytologique, les trois espèces ci-dessus ne diffèrent pas entre elles: je les traiterai donc simultanément puisqu'elles forment le groupe des *Meriones* à 44 chromosomes.

Divisions spermatogoniales (ph. 42, 46, 49; fig. 46, 47).

Il y a 44 chromosomes qui, dans leur grande majorité, sont de caractère métacentrique; 3 ou 4 paires sont probablement acrocentriques.

Divisions méiotiques (ph. 47, 48; fig. 49, 50, 51).

En plaque équatoriale, le complexe **X-Y** est facile à reconnaître parmi les 22 bivalents. Si, dans la figure 49, l'**Y** est nettement plus petit que l'**X**, de même que dans la figure 50 (préparation par écrasement), la différence de dimensions est beaucoup moins marquée dans les figures 48 et 51-53, exécutées d'après des coupes. L'**X** et l'**Y** sont en rapport par leurs bras longs, de longueurs à peu près égales, tandis que les bras courts (cet adjectif s'appliquant surtout à l'**Y**) sont en général libres: la figure 53 montre cependant

une union des deux bras. Comme chez les autres *Gerbillinae*, je n'ai jamais observé de figures chiasmatiques entre l'**X** et l'**Y** et la dis-



Fig. 46-53.

Meriones à 44 chromosomes.

Fig. 46: *M. lybicus erythroura*, métaphase spermatogoniale. — Fig. 47: *M. shawi*, métaphase spermatogoniale. — Fig. 48: *M. shawi*, métaphase I. — Fig. 49: *M. lybicus*, métaphase I. — Fig. 50: *M. persicus*, métaphase I. — Fig. 51-53: *M. shawi*, anaphase I. — × 1.800 (46, 47, 49, 50) et 3.600 (48, 51-53) (d'après des coupes).

jonction est toujours de type pré-réductionnel. Chez les trois espèces, les métaphases II (ph. 43) montrent 22 dyades, l'**X** ou l'**Y** étant souvent reconnaissable à leur grande taille.

17. *Meriones crassus* Sundevall (pl. 8, ph. 44, 45; fig. 54-56).

Divisions spermatogoniales (ph. 44; fig. 54).

L'espèce est bien caractérisée par la possession de 60 chromosomes; l'**X** et l'**Y** conservent un attachement médian ou sub-médian tandis que la plupart des autosomes sont acrocentriques. A l'intérieur du genre *Meriones*, nous retrouvons donc nettement une relation du type robertsonien, point sur lequel nous reviendront plus bas.

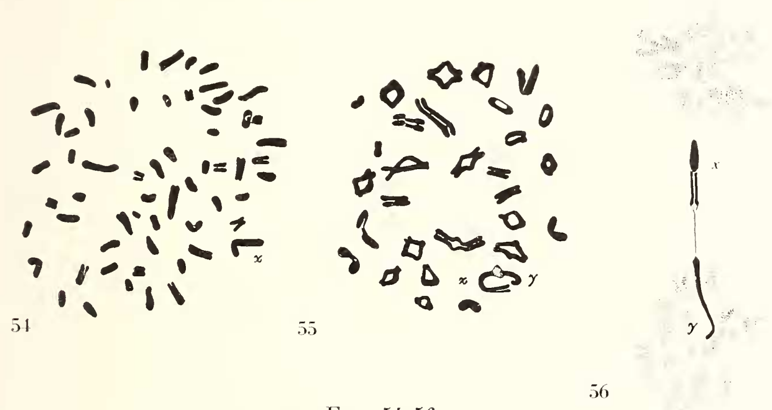


Fig. 54-56.
Meriones crassus.
Fig. 54: métaphase spermatogoniale. — Fig. 55: métaphase I. — Fig. 56: anaphase I. — × 1.800.

Divisions méiotiques (p. 45, fig. 55, 56).

D'entre les 30 bivalents, le complexe **X-Y** ressort nettement avec les mêmes caractères que chez les autres *Gerbillinae:* l'**X** est un métacentrique à bras légèrement inégaux, cette inégalité étant plus marquée chez l'**Y**. L'anaphase de la figure 56 montre le comportement pré-réductionnel qui est de règle et la portion très étirée qui freine la disjonction anaphasique. Comme dans les cas précédents, il s'agit vraisemblablement d'une substance hétérocaryosomique que sa forte teneur en DNA rend fortement visqueuse.

18. *Rhombomys opimus* Licht. (pl. 9, ph. 50-54; fig. 57-59).

Ce genre, très voisin des *Meriones*, s'en distingue cytologiquement par le petit nombre de chromosomes.

D i v i s i o n s s p e r m a t o g o n i a l e s (p. 50, 52; fig. 57). L'**X** et l'**Y** se distinguent nettement à leur grande taille, parmi les 40 chromosomes qui tous sont métacentriques. C'est dire que dans la série *Meriones-Rhombomys*, se maintient la proportionalité inverse entre nombre de chromosomes et métacentriques.

D i v i s i o n s m é i o t i q u e s (ph. 50, 52; fig. 58, 59). Le complexe **X-Y**, toujours sous la même forme, est immédiatement reconnaissable et ne se distingue en rien de celui des

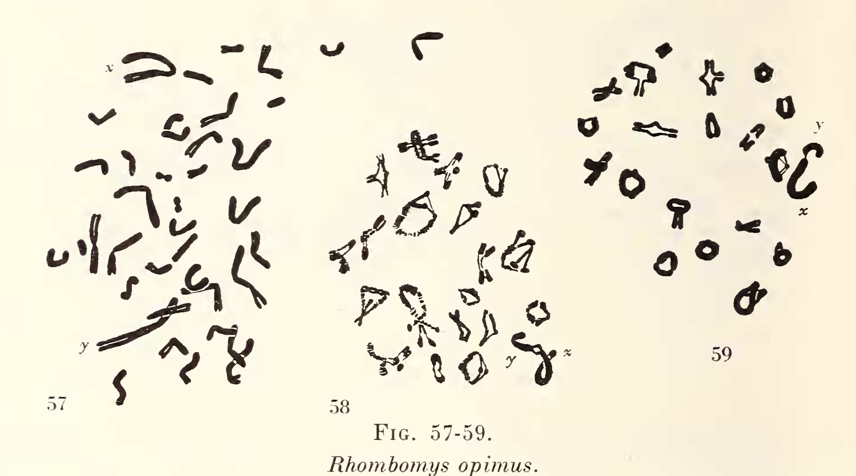


FIG. 57-59.
Rhombomys opimus.
Fig. 57: métaphase spermatogoniale. — Fig. 58: 59: métaphase I. — × 1.800.

Meriones. Tous les *Gerbillinae* étudiés ici ont donc une morphologie hétérochromosomique identique, l'**Y** des *Tatera* présentant, à titre d'exception, une caractère presque acrocentrique; cette distinction n'est pas très certaine, car elle n'apparaît nettement qu'à l'anaphase I; à la métaphase, les deux chromosomes sexuels semblent typiquement métacentriques.

Sous-famille des Microtinae

19. *Clethrionomys glareolus* SCHR. (pl. 9, ph. 59-61; fig. 60-63).

Cette espèce a été étudiée par P. RENAUD (1938) qui a compté 56 chromosomes acrocentriques et identifié l'**X** comme un élément acrocentrique et l'**Y** comme un chromosome punctiforme. RENAUD n'a observé que la pré-réduction des hétérochromosomes. Je puis

confirmer ces résultats et signaler en outre quelques détails complémentaires.

Divisions spermatogoniales (ph. 60; fig. 60).

Les 56 chromosomes sont effectivement acrocentriques, l'**X** et l'**Y** n'étant pas reconnaissables dans les cinèses diploïdes.

FIG. 60-63.

Clethrionomys glareolus.

Fig. 60: métaphase spermatogoniale. — Fig. 61, 62: métaphases I. — Fig. 63 (*a, b, c, d, e, f*): le complexe **X-Y** à la métaphase I. — × 1.800.

Divisions méiotiques (ph. 59, 61; fig. 61, 62, 63).

La figure 62 est particulièrement intéressante: il s'agit d'une métaphase I en profil où l'**X-Y** est facile à repérer. Il semble que l'**X** soit un élément métacentrique dont le bras long serait en relation avec l'**Y**. Or, cette interprétation est fausse, et je rappelle ici que c'est pourtant celle que j'ai avancée à propos de la figure 17 relative à *Neotoma floridana*. En effet, les six complexes sexuels de métaphase I que donne la figure 63 et celui de la figure 61 nous montrent que l'**X** est un acrocentrique extrême, relié par un filament mince (substance visqueuse ou bras court de l'**X** ?) au chromosome **Y**. La courbure médiane de l'**X** en imposerait pour un centromère, si nous ne constations le caractère occasionnel de cette courbure en comparant les figures 61, 63 *c*, *e* et *f*, ou elle se retrouve, aux figures 63 *a*, *b* et *d* où elle manque complètement. L'attachement est donc purement apical. Chez *Neotoma floridana*, la flexion médiane s'accompagnait d'un étranglement bien marqué, critère

qui nous a conduit à admettre que c'était bien là qu'il fallait placer le centromère. Mais le nombre de figures observées était insuffisant et, si le lecteur veut bien se rappeler que, chez les autres *Cricetinae* américains, l'**X** est typiquement acrocentrique, il comprendra pourquoi j'ai présenté avec réserve mes observations sur *Neotoma.*

20. *Clethrionomys gapperi* Vigors (pl. 9, ph. 55-58; fig. 64-66).

Il est intéressant de comparer des espèces paléarctiques et néarctiques réputées « jumelles » par les systématiciens. Dans un



Fig. 64-66.

Clethrionomys gapperi.

Fig. 64: métaphase spermatogoniale. — Fig. 65: le complexe **X-Y** à la métaphase I. — Fig. 66: métaphase I. — × 1.800.

travail récent (1952), j'ai montré que *Microtus agrestis* (Europe) et *M. pennsylvanicus* (Etats-Unis) différaient beaucoup cytologiquement et qu'il était très improbable que les deux espèces fussent réellement très voisines. Ici, au contraire, la morphologie chromosomique de *C. gapperi* est en tout point semblable à celle de *C. glareolus.* J'ajouterai que j'ai conservé pendant cinq mois un ♂ de *C. gapperi* avec deux ♀♀ de *C. glareolus*, mais que je n'ai pas obtenu de résultats. Ceci ne prouve d'ailleurs pas l'infécondité interspécifique car *C. glareolus* ne se reproduit pas facilement en captivité.

Divisions spermatogoniales (ph. 55; fig. 64).

Le nombre diploïde est égal à 56 et tous les chromosomes sont acrocentriques.

Divisions méiotiques (ph. 56-58; fig. 65, 66).

Le complexe **X-Y**, du même type que chez *C. glareolus*, se disjoint pré-réductionnellement; la figure 66 montre qu'il est accompagné de 27 bivalents autosomiques. La métaphase II (ph. 58) est dotée de 28 dyades.

21. *Microtus arvalis* Pallas (pl. 9, ph. 62-64; fig. 67-68).

22. *M. incertus* Sélys (pl. 9, ph. 67-69; fig. 69-70).

23. *M. orcadensis* Millais (pl. 9, ph. 65-66; fig. 71-72).

Ces trois Campagnols sont cytologiquement semblables. *M. arvalis* a été étudié par Renaud (1938) qui a compté 46 chromosomes et identifié l'**X-Y** de la manière suivante: l'**X** serait un élément acrocentrique moyen et l'**Y** un petit chromosome punctiforme. D'autre part, influencé, comme je l'étais alors moi-même, par la conception de Koller-Darlington, Renaud admit que l'aspect vésiculeux que présente dans certain cas l'**X-Y** correspondait à une post-réduction; les quatre anaphases I qu'il a figurées montrent une pré-réduction typique.

M. orcadensis a fait l'objet d'un bref mémoire de Matthey (1951) qui a surtout insisté sur les difficultés d'ordre méthodologique qui se rencontrent dans l'analyse des coupes. Matthey hésite entre les formules diploïdes suivantes: 2 **N** = 44 ou 46, et démontre que les décomptes de Muldal (1947) concluant à l'existence de 42 chromosomes sont erronés.

Quant à *M. incertus*, c'est une espèce intéressante des hautes Alpes de la Suisse et du Tyrol. Miller (1912) considère que « *Microtus incertus* is readily distinguishable from *M. arvalis* by its flattened brain-case, small auditory bullae and protruding upper incisors ». En juillet 1952, j'ai piégé une douzaine d'exemplaires de *M. incertus* (la détermination a été contrôlée par le Dr P. Revilliod que je remercie ici) au voisinage du col de la Furka. Cytologiquement, *M. incertus* s'est avéré semblable à *M. arvalis* et j'ai réalisé avec succès le croisement:

M. incertus ♀ × *M. arvalis* ♂

dont j'ai obtenu deux petits qui se sont développés tout à fait normalement. Il semble donc assez vraisemblable que *M. incertus*

représente une race géographique, un génotype adapté aux hautes altitudes, donc tout au plus une sous-espèce de *M. arvalis*.

21. *Microtus arvalis* — Divisions spermatogoniales (ph. 63; fig. 67).

Le décompte brut de Renaud (1938) est exact, mais son identification de l'**X** est erronée. En effet, l'espèce ne compte pas 12 grands chromosomes en V, mais 11 seulement et l'**X**, par conséquent appartient à cette catégorie, sans qu'il soit possible, dans

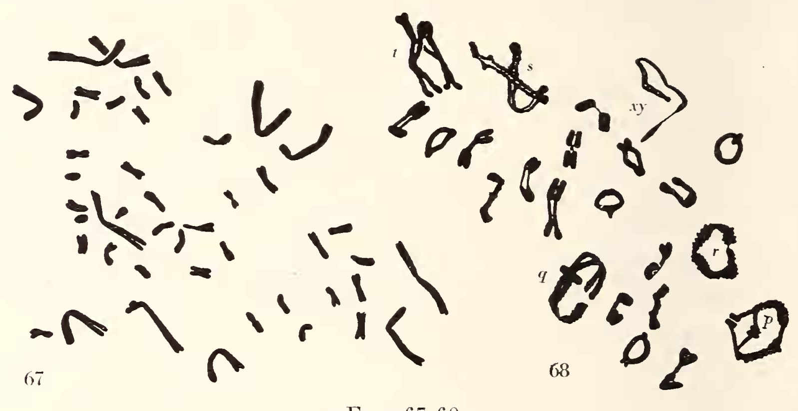


Fig. 67-68.
Microtus arvalis.
Fig. 67: métaphase spermatogoniale. — Fig. 68: métaphase I. — × 1.800.

l'analyse des cinèses diploïdes, de le désigner avec certitude.

Divisions méiotiques (ph. 62, 64; fig. 68).

Comme nous pouvions le prévoir, il y a 5 grandes tétrades autosomiques *(p, q, r, s, t)* seulement. L'**X** est un grand chromosome métacentrique dont l'un des bras se prolonge en un filament mince le rattachant à l'**Y**, lui-même court bâtonnet.

22. *M. incertus* — Divisions spermatogoniales (ph. 67, 69; fig. 69).

D'entre les 46 chromosomes, 11 grands éléments méta- ou submétacentriques ressortent immédiatement.

Divisions méiotiques (ph. 68; fig. 70).

Comme dans le cas précédent, l'existence de 5 grandes tétrades est certaine *(p, q, r, s, t)* et l'**X-Y** est également du type décrit chez *M. arvalis.*

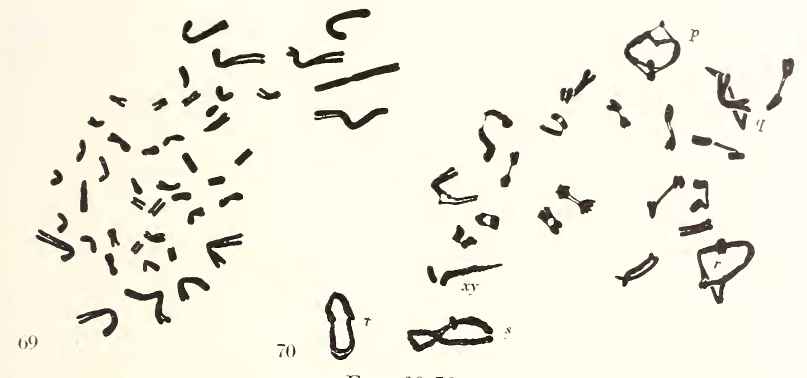


Fig. 69-70.
Microtus incertus.
Fig. 69: métaphase spermatogoniale. — Fig. 70: métaphase I. — × 1.800.

23. *M. orcadensis* — Divisions spermatogoniales (ph. 65; fig. 71).

Dans son travail de 1951, Matthey, influencé par les anciennes observations de Renaud, a admis l'existence de 12 autosomes

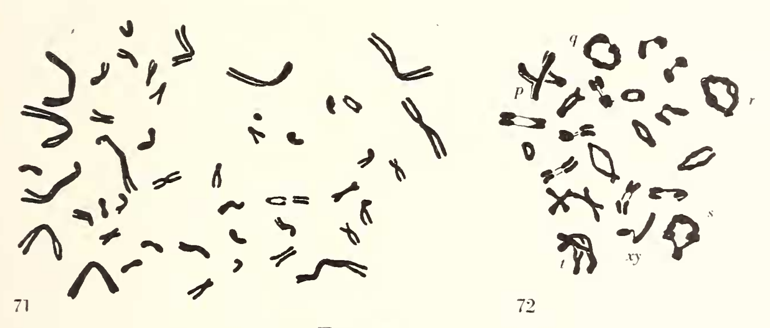


Fig. 71-72.
Microtus orcadensis.
Fig. 71: métaphase spermatogoniale. — Fig. 72: métaphase I. — × 1.800.

métacentriques; cependant, il a proposé deux interprétations de sa figure 3; « 46 chromosomes dont l'**Y** sont visibles, mais il n'y

a que 11 macrochromosomes ». Cette deuxième interprétation est absolument correcte: le nombre 2 **N** est effectivement de 46 et 11 grands métacentriques sont visibles.

Divisions méiotiques (ph. 66, fig. 72).

Là encore, nous retrouvons 5 grandes tétrades *(p, q, r, s, t)* et le complexe **X-Y**, le nombre total de bivalents étant 23. Les bivalents sont beaucoup plus contractés que dans le matériel *arvalis*, en particulier le chromosome **X**; mais il n'y a pas de doute que la morphologie des hétérochromosomes ne soit semblable dans les deux espèces.

24. *Microtus agrestis* L. (pl. 9, ph. 70; fig. 73).

Matthey (1950) a fait connaître les chromosomes sexuels géants de cette espèce. L'étude des « squashes » m'a permis de vérifier toutes mes conclusions de 1950.

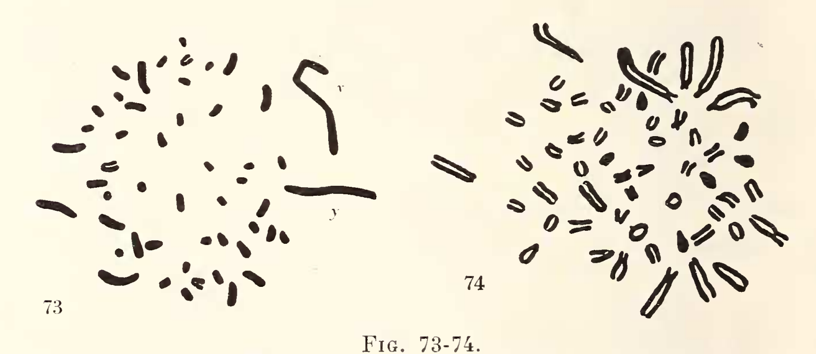


Fig. 73-74.

Fig. 73: *Microtus agrestis*. Métaphase spermatogoniale. × 1.800. — Fig. 74: *Microtus guentheri*. Métaphase spermatogoniale. × 1.800.

25. *Microtus guentheri* Danford et Alston (pl. 9, ph. 71-72; fig. 74).

Mes observations de 1952 ont pu être confirmées par l'examen de nouveaux sujets; 2 **N** = 54. Quant à l'**X**, il est du type *arvalis*, comme l'**Y** et, à ce point de vue, l'étude des « squashes » n'apporte rien de nouveau à mon travail précédent. Il est cependant assez curieux de constater que, si les métaphases I montrent un **X** nettement submétacentrique, les cinèses diploïdes ne m'ont pas permis de dépister un élément de ce type.

26. *Microtus socialis* Pallas (pl. 10, ph. 73-76; fig. 75, 76).

Mon matériel appartient à la sous-espèce *irani* Thomas et montre le nombre diploïde le plus élevé qui soit connu chez un *Microtus*.

D i v i s i o n s s p e r m a t o g o n i a l e s (ph. 73, 74; fig. 75).

Ce nombre diploïde est assez difficile à déterminer: les huit meilleures figures que j'ai observées, et dans lesquelles il n'y avait



Fig. 75-76.
Microtus socialis irani.
Fig. 75: métaphase spermatogoniale. — Fig. 76: métaphase I. — × 1.800.

pas un seul point douteux, m'ont fourni les décomptes suivants: 2 **N** = 60, 61, 61, 61, 62, 62, 62, 64. D'autre part, huit métaphases auxocytaires, sélectionnées pour leur clarté, m'ont donné: **N** = 30, 31, 31, 31 ou 32, 32 ou 33, 32 ou 33, 34. Les divergences dans les numérations diploïdes sont incompréhensibles; dans tous les cas, les chromosomes apparaissent comme plutôt petits et acrocentriques. La proportionalité inverse entre le nombre de chromosomes et le nombre de **V** réapparaît donc nettement.

D i v i s i o n s m é i o t i q u e s (ph. 75, 76; fig. 76).

Les fluctuations numériques sont ici aisées à expliquer: 1) L'**X**-**Y** est formé de deux constituants (type *arvalis*) qui souvent ne sont pas unis et peuvent même se trouver assez éloignés l'un de l'autre; dans un tel cas, nous aurons naturellement N + 1; 2) Dans les figures où le nombre est le plus élevé (34), il y a d'incontestables univalents. Le nombre haploïde 31 est donc très probable. L'existence d'univalents est intéressante: elle nous montre qu'avec le grand nombre de chromosomes que possède *irani*, certains d'entre eux ont des dimensions insuffisantes pour

que la formation de chiasmas soit assurée. Nous aurons donc à supposer que 62 représente la limite supérieure de variation numérique que puisse présenter un *Microtus*.

27. *Microtus nivalis* Martins (pl. 10, ph. 77-78; fig. 77-81).

Cette espèce a fait l'objet d'une brève description (Matthey, 1947), fondée sur un matériel insuffisant. Si c'est avec raison que j'ai fixé le nombre diploïde à 56, je me suis trompé sur l'identifica-

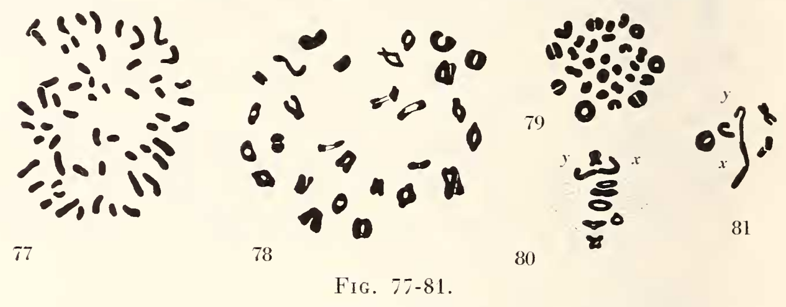


Fig. 77-81.
Microtus nivalis.

Fig. 77: métaphase spermatogoniale. — Fig. 78-80: métaphases I. — Fig. 81: le complexe **X-Y** à la métaphase I. — × 1.800 (79, 80, 81, d'après des coupes).

tion des hétérochromosomes: à l'époque (1939) où j'étudiais ce Campagnol, on ne connaissait, chez les Mammifères, le chromosome **Y** que sous la forme d'un élément punctiforme ou d'un court « bâtonnet ». Constatant alors que certaines métaphases I montraient un complexe sexuel symétrique, je supposai que cet aspect n'était explicable que par la post-réduction: cette interprétation, comme nous allons le voir, était erronée.

Divisions spermatogoniales (ph. 77; fig. 77). Il y a effectivement 56 chromosomes, d'allure généralement acrocentrique. Cependant, on peut en général identifier un grand élément submétacentrique et parfois un deuxième à bras apparemment égaux. Il est probable que, dans ces cas favorables, nous reconnaissons les deux hétérochromosomes.

Divisions méiotiques (ph. 78; fig. 78-81).

Les métaphases I, en vue polaire, permettent de compter aisément 28 bivalents. Mais ce sont les profils qui renseignent sur les chromosomes sexuels: ceux-ci sont du type que nous avons trouvé chez les *Cricetinae* paléarctique, chez tous les *Gerbillinae*

et que Makino (1950) a rencontré chez deux *Microtus*. **X** et **Y** sont de grands éléments, l'un (**X**) métacentrique, l'autre (**Y**) submétacentrique; le bras court de l'**Y** et l'un des bras de l'**X** sont libres, alors que les deux autres bras sont dans le prolongement

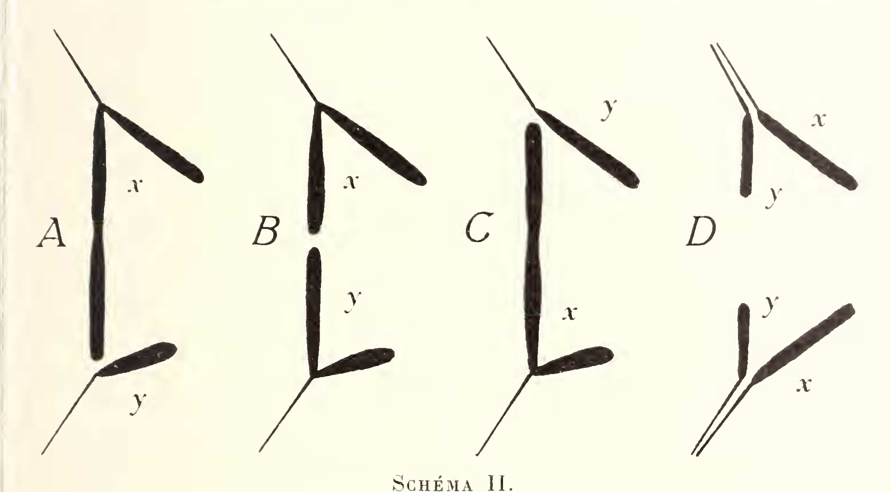


Schéma II.

Dans le cas où l'**X** et l'**Y** sont morphologiquement très semblables (B), diverses interprétations erronnées (A, C, D) sont possibles.

l'un de l'autre. La disjonction est toujours pré-réductionnelle. Nous verrons plus bas que la même erreur a été commise à propos d'un autre Campagnol, *Arvicola scherman* (Matthey et Renaud, 1935; Renaud, 1938; Matthey, 1938) et peut-être, encore une fois, par Makino (1944), dans son étude sur *Nesokia nemorivaga*. Il faut noter qu'il est souvent très difficile de distinguer, à la métaphase I, laquelle des trois constrictions que montre le complexe sexuel correspond à la limite de l'**X** et de l'**Y**; le schéma II rend superflue toute explication supplémentaire.

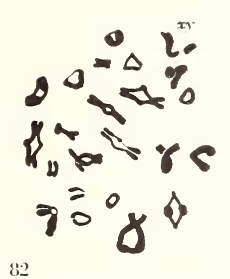


Fig. 82.

Microtus pennsylvanicus. Métaphase I. × 1.800.

28. *Microtus pennsylvanicus* Ord. (fig. 82).

Ayant étudié récemment cette espèce (1952), je me contente de donner ici le dessin d'une métaphase I démontrant un **X-Y** qui, dans les « squashes » est tout à fait semblable à ce qu'il est dans les coupes. Il est en

somme de type *arvalis*, l'**X** étant cependant plus petit que chez les espèces présentant un complexe sexuel de cette configuration.

29. *Pitymys fatioi* Mottaz (pl. 10, ph. 79-82; fig. 83-87).

Divisions spermatogoniales (ph. 79-80; fig. 83). Les mitoses de ce type sont caractérisées par l'existence de 50 chromosomes. La paire la plus grande a un attachement submédian très net (1/3,5 environ); il est probable que l'**X**, un peu

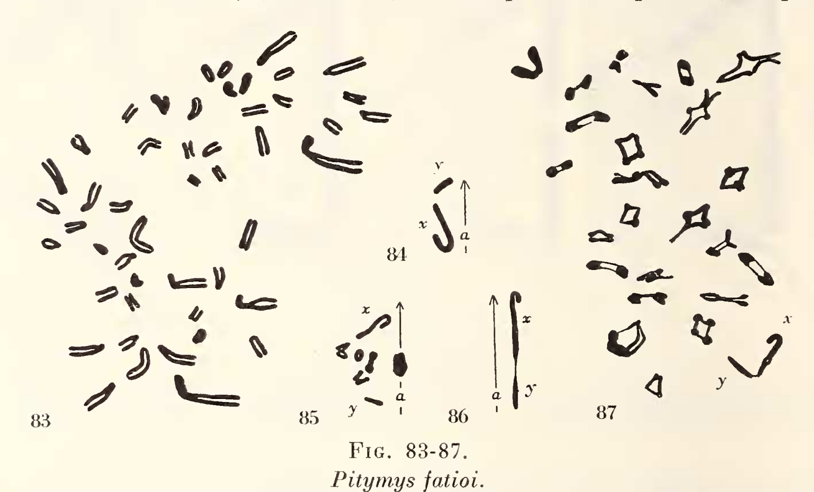


Fig. 83-87.
Pitymys fatioi.
Fig. 83: métaphase spermatogoniale. — Fig. 84-86: le complexe **X-Y** à la métaphase et à l'anaphase I (*a* = axe du fuseau.) — Fig. 87: métaphase I. — × 1.800.

plus petit a la même morphologie, alors que l'**Y** est à chercher parmi les éléments les plus petits. La plupart des autosomes sont des acrocentriques, le type d'attachement étant trop difficile à définir pour qu'une sériation méthodique soit possible.

Divisions méiotiques (ph. 81-82; fig. 84-87). Parmi les 25 bivalents, le complexe sexuel, de type *arvalis*, se disjoint pré-réductionnellement à la métaphase I. Les deux bras de l'**X** sont nettement inégaux (de $^1/_2$-$^1/_3$, après étirement anaphasique, jusqu'à $^1/_5$) et c'est par son bras long que l'**X** se rattache à l'**Y** par un filament étiré.

30. *Arvicola scherman* Shaw. (pl. 10, ph. 83-84; fig. 88-94).

En 1935, Matthey et Renaud ont établi le nombre 2 **N** = 36 de cette espèce: se fondant sur les caryogrammes établis par

Renaud et présentés par celui-ci dans son travail de thèse (1938), ils admirent qu'il y avait environ 50% de pré- et 50% de post-réduction. En effet, les sériations diploïdes montraient que tous les autosomes, jusqu'à la dixième ou à la treizième paire, étaient des métacentriques, l'attachement des 5 ou 8 derniers couples étant dificile à définir. Restait alors l'**X**, acrocentrique, ou sub-métacentrique de grande taille, et l'**Y**, court élément. A cette époque on ne connaissait l'**Y** mammalien que sous cette forme, ce

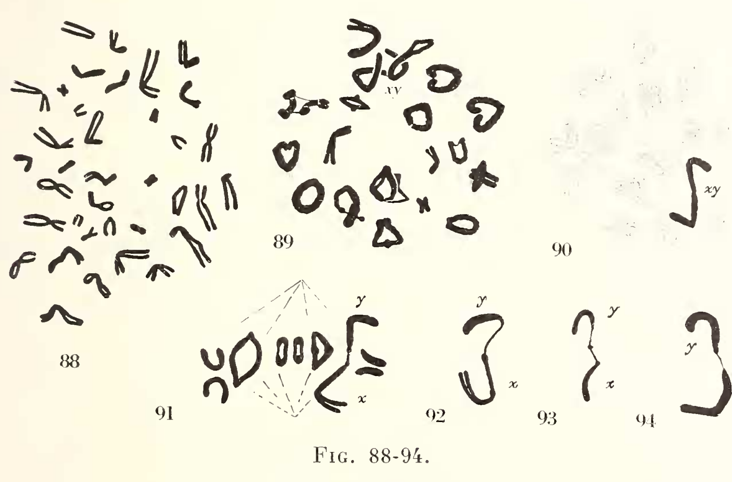


Fig. 88-94.

Arvicola scherman.

Fig. 88: métaphase spermatogoniale. — Fig. 89-91: métaphases I. — Fig. 92-94: le complexe **X-Y** à la métaphase I. — × 1.800 (88, 89) ou 3.600 (90-94, d'après des coupes).

qui rend l'erreur commise assez compréhensible. Seulement, la méconnaissance de la morphologie réelle du complexe sexuel allait entraîner une erreur d'interprétation: les figures 10 et 11 de mon travail de 1938 (pl. IV, fig. 10-18), interprétées faussement (Sch. II, A, C), montraient la pré-réduction d'un complexe asymétrique; les figures 14-18 qui correspondent à la pré-réduction d'un complexe formé de deux métacentriques (Sch. II, B) étaient considérées comme montrant la post-réduction de l'**X-Y** (Sch. II, D). Quant aux figures 12 et 13, elles représentent deux métaphases où le complexe **X-Y** est encore sous forme diacinétique, soit enrobé dans une vacuole résiduelle provenant de l'hétérocaryosome.

L'étude des préparations par écrasement et de nouvelles séries de coupes me permet de rectifier les erreurs commises.

Divisions spermatogoniales (ph. 83, fig. 88).

Il y a effectivement 36 chromosomes et tous les grands éléments sont méta- ou submétacentriques; le type d'attachement des petits chromosomes est difficile à définir avec précision, mais ces petits chromosomes sont en nombre pair.

Divisions méiotiques (ph. 84; fig. 89-94).

Dans les frottis, comme dans les coupes, le complexe sexuel est donc représenté par deux chromosomes d'aspects très semblables, métacentriques unis par un bras seulement. L'**Y** présumé est, en général, un peu plus court et un peu plus épais que l'**X**, la différence étant cependant peu prononcée. La disjonction est toujours pré-réductionnelle.

Ainsi disparaît de la littérature le dernier cas qui pouvait être invoqué en faveur de l'hypothèse Koller-Darlington. Celle-ci ne repose plus que sur les travaux de ces deux auteurs, travaux fondés, comme je l'ai montré à diverses reprises et plus spécialement en 1949, sur un matériel techniquement insuffisant.

DISCUSSION GÉNÉRALE

A. Les chromosomes sexuels

I. *La conception de Koller-Darlington.*

Depuis 1936, j'ai discuté à plusieurs reprises la conception de Koller et Darlington (1934) sur le mode d'union des hétérochromosomes mammaliens. Je rappelle brièvement que, dans cette hypothèse, développée par Koller dans une série de travaux, l'**X** et l'**Y** auraient un segment pair au niveau duquel pourraient se former des chiasmas, ceux-ci représentant le mécanisme normal d'association des chromosomes sexuels; selon les positions relatives des centromères et des segments pairs, selon le nombre de chiasmas formés, le couple **X-Y** se disjoindrait réductionnellement ou équationnellement à la métaphase I; pour une espèce donnée, il y aurait au maximum trois possibilités: 100% de pré-réductions, 100% de

post-réductions, ou encore un certain pourcentage de chacune des deux modalités.

Makino (1941, 1943) a pris formellement position contre la conception anglo-saxonne: la liaison de l'**X** et de l'**Y** n'est pas de nature chiasmatique et intervient très tardivement, à la fin de la diploténie; chez le Rat, 316 métaphases I ne montrent que la pré-réduction.

Matthey (1949), sans doute influencé par ses propres observations sur *Microtus nivalis* et *Arvicola scherman*, s'exprime avec plus de réserve, comme le montrent les deux citations suivantes: « Cette belle découverte de Koller et Darlington, bien que ses bases à proprement parler cytologiques soient fragiles, si nous comparons le matériel utilisé par les auteurs anglo-saxons avec celui des Japonais, je me sens finalement enclin à l'admettre » (*loc. cit.*, p. 132) et: « Existe-t-il un segment pair commun à l'**X** et à l'**Y** ? Cette remarquable hypothèse s'est révélée très féconde... Il est cependant incontestable que, d'un point de vue purement cytologique, les preuves de sa réalité sont nettement insuffisantes » (*loc. cit.*, p. 159).

L'étude de *Microtus agrestis* (1950) n'ayant fait apparaître que de la pré-réduction, mon septicisme s'est encore accru. En 1952, après avoir analysé les conditions chromosomiques de 6 *Microtinae* et *Cricetinae*, j'écrivais: « Si je me suis prononcé, bien qu'avec beaucoup de réserve, en faveur de la théorie de Koller et Darlington, je suis de plus en plus enclin, devant l'accumulation des faits qui parlent contre elle, à la considérer comme une simple et ingénieuse vue de l'esprit. » (*Loc. cit.*, p. 132.)

Le présent travail ayant montré que la post-réduction facultative n'existait, ni chez *Microtus nivalis*, ni chez *Arvicola scherman* où j'avais cru la rencontrer, je me range complètement à l'opinion de Makino et considère la théorie comme définitivement écartée. Il n'existe que deux modalités: la pré-réduction totale est caractéristique pour l'immense majorité des Mammifères; la post-réduction totale est certaine chez les *Apodemus* à l'exception de *A. geisha* (Makino 1951), vraisemblable chez les *Micromys* (Makino 1952).

Dès lors, l'observation de figures apparemment chiasmatiques, observation que j'ai faite (1952) sur plusieurs espèces et notamment chez *Cricetulus griseus*, prend un sens précis: nous devons, prenant le contre-pied d'une citation de S. Hughes-Schrader que je donnais

dans mon travail de 1950, admettre qu'il peut y avoir des chiasmas sans qu'il y ait de *crossing-over*. Tout au plus pourrait-on faire remarquer qu'une opinion aussi extrême ne s'impose pas absolument dans le cas précité: nous avons ici affaire à des hétérochromosomes métacentriques de grande taille et l'union se fait toujours par un bras seulement: si ce bras constitue ou possède à son extrémité le segment pair, un *crossing-over* à ce niveau n'empêchera pas que l'anaphase I ne soit toujours pré-réductionnelle. Mais alors, il faudrait cependant que l'association de l'**X** et de l'**Y** soit précoce, zygotène, ce qui est contraire aux observations de Makino sur les phases préméiotiques du Rat et de la Souris où cette association n'apparaît qu'à la diploténie; chez *Apodemus*, Makino (1951) a toutefois observé que, dès la leptoténie, un amphinucléole formé du complexe sexuel et d'un plasmosome est apparent; dans ce cas, l'union de l'**X** et de l'**Y** est donc précocement réalisée, mais serait fondée sur l'attraction des segments proximaux hétérochromatiques; et non sur un mécanisme zygoténique normal. J'ai montré (1950) qu'il en va de même pour un Campagnol: chez *Microtus agrestis*, dont les hétérochromosomes géants sont faciles à repérer à tous les stades de la préméiose, il est certain que l'**X** et l'**Y** s'associent à la zygoténie, en même temps que les autosomes; mais ils le font sous la forme de deux grosses vésicules fusionnant en un complexe sexuel massif et il semble exclu qu'une telle morphologie soit compatible avec les exigences d'une zygoténie normale, laquelle exige des filaments chromatiques minces et déspiralisés. La multiplicité des interprétations proposées chez les autres Mammifères montre bien que les faits ne se présentent pas avec une évidence suffisante pour qu'il soit possible de conclure; si, chez le Rat et la Souris, Oguma (1935, 1937) et Makino (1941, 1943) observent une conjugaison tardive de l'**X** et de l'**Y**, le cas de *Microtus agrestis* et des *Apodemus* démontre que cette conception, même si elle est exacte, ne doit pas être généralisée. Cependant, la conclusion générale que l'on peut tirer des divers travaux, c'est qu'il est très improbable que l'Union de l'**X** et de l'**Y** se fasse comme celle des autosomes homologues et très invraisemblable que cette association puisse s'accompagner de *crossing-over*.

Si nous récapitulons la liste des espèces où Koller (1934-1941) a signalé une postréduction facultative, nous avons le tableau suivant:

Espèce	Pour-cent de pré-réduction	Pour-cent de post-réduction
Apodemus sylvaticus . .	92	8
Rattus norvegicus . . .	90	10
Cricetus auratus	81,6	18,4
Homo sapiens	90	10
Talpa europaea	68	32

Le cas des *Apodemus* a été revisé par Makino (1951) et par moi-même (1947) ma conclusion: « L'aspect anaphasique de pré-réduction ne serait alors qu'une simple illusion », a été confirmée, cette fois de façon absolument formelle par Makino. Le même auteur n'a trouvé que de la préréduction chez le Rat, comme moi-même (1952) chez *Cricetus auratus.* Les chiffres donnés pour *Putorius furo* se rapportent en réalité à *Talpa europaea* où Bovey (1949) n'a vu que de la préréduction. Reste donc le cas de l'Homme où les observations de Koller (1937) sont en contradiction avec l'excellent travail de Minouchi et Ohta (1934).

Ayant moi-même revisé dans ce travail les données relatives à *Arvicola scherman* et *Microtus nivalis*, il est permis d'affirmer que la post-réduction facultative n'existe pas.

II. *Morphologie comparée des hétérochromosomes.*

Dans deux travaux récents, Makino (1947, 1952) a tenté de présenter un tableau d'ensemble de la morphologie comparée des hétérochromosomes mammaliens à la métaphase I: le schéma III, établi d'après cette étude, expose les divers types reconnus par Makino.

A) **X** et **Y** acrocentiques, ce dernier très petit, parallèles à l'axe du fuseau; les deux hétérochromosomes se sont unis par leur extrémité opposée à celle qui porte le centromère. Ce type a été rencontré chez trois espèces de *Mus*, chez un Chiroptère et un Mustélidé.

B) C'est le cas particulier de *Rattus confucianus culturatus* où la configuration précédente n'est atteinte qu'à l'anaphase I; à la métaphase, l'**X** est replié sur soi-même en une sorte d'ellipse.

C) L'**X** est horizontal, l'**Y** vertical, l'extrémité libre de celui-ci étant en contact avec l'extrémité centromérique de l'**X**. Ce type

caractérise *Rattus norvegicus*, *R. rattus*, *R. losea*, *Nesokia*, *Lepus*, le Cheval, l'Ane, le Mouton et la Chèvre.

D) C'est le cas inverse où l'**X** est vertical et l'**Y** horizontal. Comme exemples, Makino donne le Bœuf, le Zébu et le Buffle.

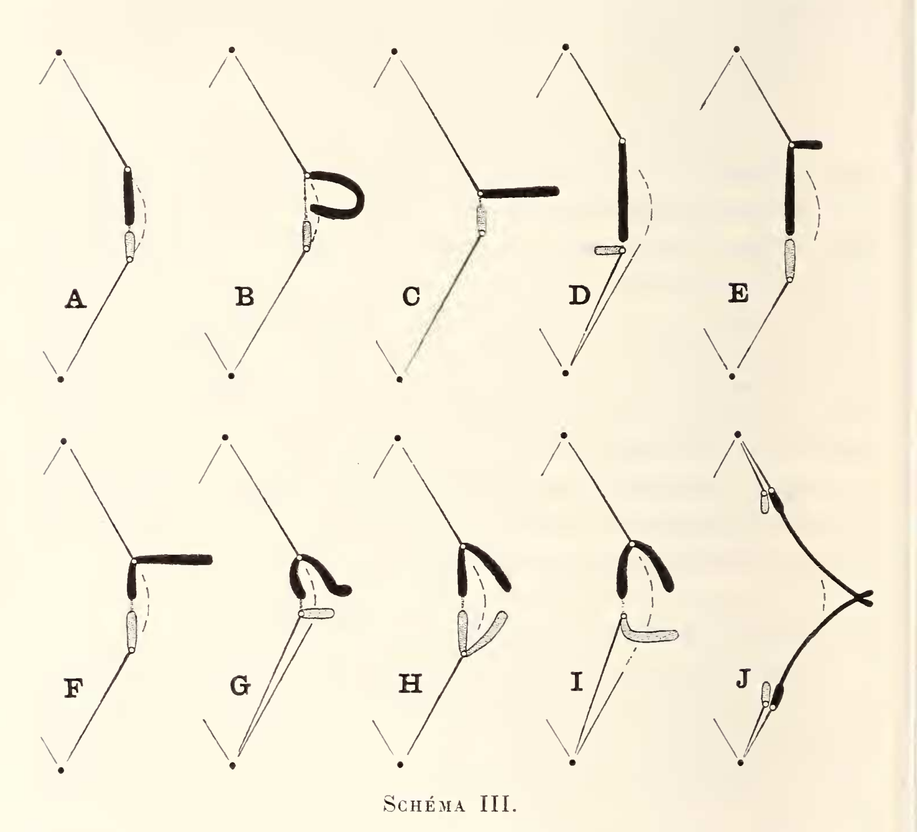


Schéma III.

Les divers types d'hétérochromosomes mammaliens, d'après les données de Makino (1952).

E) Le centromère de l'**X** est nettement intercalaire; le bras court de l'**X** est libre, le bras long en relation avec l'extrémité libre de l'**Y**; le bras court de l'**X** est horizontal, son bras long et l'**Y** qui le prolonge, verticaux. A cette catégorie se rattachent le Pangolin, le Macrochiroptère *Pteropus dasymallus*, un Singe *(Presbytis entellus)* et *Myocastor coypus*.

F) L'**Y** étant toujours vertical, c'est le bras court de l'**X** qui est placé dans son prolongement; le bras long de l'**X** est horizontal.

Makino a observé ce type chez le Chat, un Cétacé *(Phocoenoides dalli)*, le Porc et le Renard; le Lion, le Chien et *Rattus fulvescens* appartiennent à la même catégorie, mais le bras court de l'**X** est plus développé que dans les espèces précédentes.

G) C'est une variante du type précédent où le bras long de l'**X** se recourbe, tandis que l'**Y** assume une position horizontale. Makino l'a décrite chez le Cobaye.

H) Les deux hétérochromosomes sont en forme de **V** et peu différents l'un de l'autre; le bras court de l'**X** et de l'**Y** est vertical et c'est par ce bras court que l'association s'opère; les bras longs sont libres et obliques. Ce type a été vu chez *Microtus oeconomus*, et *M. kikuchii.*

I) La configuration de l'**X** est la même, mais l'**Y** est acrocentrique. Le Renne est doté d'hétérochromosomes de ce type.

J) C'est le type post-réductionnel. L'**X** et l'**Y** sont fortement hétérochromatiques et massifs à leurs extrémités proximales au niveau de laquelle ils sont associés; ils se prolongent par un filament grêle et négativement hétérochromatique, très court pour l'**Y**, très long pour l'**X**. La postréduction est signalée par Makino chez tous les *Apodemus* qu'il a étudiés, à l'exception de *A. geisha*, et aussi chez *Micromys minutus.*

Cette intéressante tentative de systématisation autorise quelques commentaires. Tout d'abord, je pense que les types secondaires *B* et *G* s'expliquent par la disparition tardive de la substance hétérocaryosomique visqueuse au sein ou au voisinage immédiat de laquelle s'est déroulée l'évolution préméiotique du complexe sexuel. J'ai dessiné des configurations voisines chez les *Clethrionomys* (fig. 62 et 63) et chez *Microtus arvalis* (fig. 68). Il est intéressant de relever que des observations isolées feraient conclure à la métacentrie de l'**X**, alors que la courbure que celui-ci présente n'est en rien indicatrice de la position du centromère.

Une seconde conclusion, c'est que le même type d'hétérochromosomes peut se rencontrer dans des Ordres très éloignés et qu'inversement dans un même genre *(Rattus)* coexistent les types *C* et *F*. Il est donc vraisemblable que, au sein de chaque catégorie systématique, l'évolution chromosomique peut réaliser des types morphologiques semblables.

Type	Selon Makino	Selon Matthey
A	*Mus musculus, M. molossinus, M. caroli*	*M. musculus, M. musculus bactrianus*
B	*Rattus confucianus*	—
C	*Rattus norvegicus, R. rattus, R. losea, Nesokia (= Bandicota) nemorivaga*	*R. norvegicus, Peromyscus leucopus, Sigmodon hispidus*
D	—	—
E	—	*Neotoma floridana (?)*
F	*Rattus fulvescens*	*Microtus guentheri, M. socialis irani, M. arvalis, M. orcadensis, M. incertus, M. pennsylvanicus, Pitymys fatioi*
G	—	—
H	*Microtus ratticeps, M. kikuchii*	*M. nivalis, Arvicola scherman, Cricetus cricetus, Mesocricetus auratus, M. brandti, Cricetulus griseus, C. migratorius, Tatera indica, Rhombomys opimus, Gerbillus campestris, G. pyramidum, Meriones crassus, M. lybicus, M. lybicus erythroura, M. shawi, M. persicus*
I	—	—
J	*Apodemus agrarius, A. agrarius insulaemus, A. semotus, A. speciosus, Micromys minutus takasagoensis*	*Apodemus sylvaticus, A. agrarius, A. flavicollis*

Un point très délicat concerne l'emplacement du centromère: la cytologie moderne est hostile à l'idée qu'il puisse exister des chromosomes strictement télocentriques; or Makino admet que le kinétochore est terminal dans beaucoup de cas; ceci pose la question du filament d'union que l'on observe souvent entre l'**X** et l'**Y**. Pour Koller, par exemple, un tel filament correspond chez le Rat (*C*) au bras court du chromosome **X** réuni à l'un des bras de l'**Y** avec lequel il forme un chiasma. Pour les auteurs japonais, ce filament est plutôt considéré comme un reste étiré de substance hétérochromosomique visqueuse. Dans la première interprétation,

les types *C* et **X** de Makino désignent une même chose; dans la seconde nous avons effectivement affaire à deux types d'**X** bien différents. Sans vouloir reprendre une discussion générale du problème, je dirai que, chez le Rat, par exemple, l'existence d'un bras court me semble certaine, chez la Souris, par contre, comme chez *Sigmodon*, *Peromyscus*, *Apodemus*, il n'est pas possible de mettre en évidence le bras court de l'**X**; chez *Microtus agrestis*, c'est l'**X** dont l'aspect est rigoureusement télocentrique. Dans ces divers cas, tout se passe comme si le bras court n'existait pas.

Disons encore que les types *E* et *F* ne diffèrent que par les longueurs respectives des deux bras de l'**X**, lesquelles sont très difficiles à apprécier lorsque le bras relié à l'**Y** est soumis à une tension anaphasique.

Reprenons maintenant la classification de Makino en ne retenant comme exemples que les seuls *Muridae* et voyons si les représentants de cette famille que j'ai étudiés se laissent tous répartir dans l'une ou l'autre des catégories du cytologiste japonais. Au préalable, remarquons que toute classification est de caractère discontinu et que, par conséquent, il subsiste toujours des cas intermédiaires dont l'incorporation à une catégorie donnée est quelque peu arbitraire.

De ce tableau, nous pouvons tirer quelques remarques intéressantes. Le type *H*, que Makino a fait connaître chez deux *Microtus* a été retrouvé par moi chez deux autres Campagnols. *Microtus nivalis* et *Arvicola scherman*, chez tous les *Cricetinae* paléarctiques et chez tous les *Gerbillinae* que j'ai étudiés. Un cas très curieux est celui de *Nesokia indica* qui se rattache au type *H*, avec des chromosomes sexuels très développés. Comme nous l'avons vu, ce *Murinae* possède 42 chromosomes dont la majorité semble de type acrocentrique. Or, chez un *Muridae* qu'il appelle *Nesokia nemorivaga taiwanus* Tokuda, Makino (1944) compte 46 chromosomes dont 11 paires de métacentriques; le nombre fondamental (**N. F.**) est donc beaucoup plus élevé que chez *N. indica*. L'**X** est décrit par Makino comme un grand élément acrocentrique; l'**Y** est un court bâtonnet, ce qui nous permet de rattacher ces hétérochromosomes au type *C*.

Pour Ellerman, le Rongeur étudié par Makino n'appartient pas au genre *Nesokia*, mais au genre *Bandicota*; mais ces deux genres sont extrêmement voisins: Ellerman (1941) fait

débuter sa diagnose du genre *Bandicota* par ces mots: «Like *Nesokia*, but less extremely specialized ». Or, les assortiments chromosomiques sont très différents et les types d'hétérochromosomes très différents aussi; la chose n'a rien d'impossible puisque, dans le genre *Microtus*, nous trouvons également deux types de chromosomes sexuels très différents (*F* et *H*). Cependant l'examen des figures de Makino permet une autre supposition: il semble possible que l'auteur ait commis une erreur d'interprétation semblable à celles que j'ai revisées en discutant des cas de *Arvicola scherman* et de *Microtus nivalis*; les figures 3, 4, 6 et 7 de Makino ont été interprétées par un auteur selon *A*, dans mon schéma II. Peut-être avait-il affaire à un complexe sexuel de type *B* (dans ce même schéma II) ?

Aux diverses catégories de Makino, il faut en ajouter au moins une; en effet, le cas de *Microtus agrestis* échappe à sa systématisation. Chez ce Campagnol, les chromosomes sexuels sont géants, l'**X** étant un grand métacentrique à bras inégaux, l'**Y** un grand télocentrique; l'association de l'**X** avec l'**Y** se fait par l'extrémité distale de celui-ci avec l'extrémité du bras long de l'**X**. La configuration observée par Makino chez le Renne diffère de celle du *Microtus agrestis* en ce que, chez l'Artiodactyle, c'est l'extrémité proximale de l'**Y** qui se trouve connectée avec l'un des bras de l'**X**, ceux-ci étant à peu près égaux.

Ce qui précède nous montre que la morphologie hétérochromosomique comparée ne fournit que des indications devant être utilisées avec beaucoup de prudence. Mais, après tout, n'en va-t-il pas de même de tous les caractères utilisés en systématique ?

La sous-famille des *Cricetinae* renferme des genres paléarctiques et des genres américains. Les premiers *(Cricetus*, *Mesocricetus*, *Cricetulus)* relèvent tous du type *H* et forment donc un groupe parfaitement homogène, très différent des genres néarctiques étudiés *(Sigmodon*, *Peromyscus*, *Neotoma)*: ceux-ci appartiennent aux types *C (Peromyscus)* ou *H (Sigmodon)*; dans ce dernier cas (Matthey, 1952), le bras court de l'**X** et de l'**Y** est des plus réduits le bras long de l'**Y** est lui-même très bref, alors que celui de l'**X** est au contraire très allongé. De plus, la portion proximale des deux hétérochromosomes est fortement hétérochromatique, comme chez les *Apodemus*. Quant à *Neotoma*, il est probable, mais non certain, que c'est au type *E* qu'il faut le rattacher.

Le même type *II* caractérise tous les *Gerbillinae* étudiés dans ce travail (*Gerbillus*, *Tatera*, *Meriones*, *Rhombomys*) et se retrouve encore, parmi les *Microtinae*, chez *Arvicola scherman* et *Microtus nivalis*; Makino l'ayant décrit chez deux autres *Microtus*, *M. ratticeps* et *M. kikuchii*, nous avons dans ce genre deux séries, l'une relevant du type *II* (*M. nivalis*, *M. oeconomus*, *M. kikuchii*), l'autre du type *F* (*M. arvalis*, *M. orcadensis*, *M. incertus*, *M. pennsylvanicus*, *M. guentheri*, *M. socialis*). Enfin des chromosomes sexuels géants caractérisent *M. agrestis*, tandis que l'existence d'un **X-O** chez *M. montebelli* (Oguma, 1934) demanderait à être confirmée.

B. Formules chromosomiques, Evolution et Taxonomie.

1) *Le nombre de chromosomes et son évolution.*

Nous avons posé, dans l'introduction de ce travail, le problème qui nous préoccupe depuis longtemps: quelle est la signification du nombre de chromosomes ? White (1945) et moi-même (1945, 1949) avons exposé les données générales de la question et précisé, en particulier, les notions de « nombre modal » et de « nombre fondamental » (= nombre de bras) que je me contente de rappeler ici.

Le premier point sur lequel je désire revenir est celui-ci: les nombres diploïdes connus (et qui ne représentent qu'une faible fraction de ceux qui nous sont inconnus) sont-ils statistiquement significatifs ? J'ai soumis au professeur Ch. Blanc les données suivantes: les nombres diploïdes de 104 espèces d'Euthériens; de 55 espèces de *Muridae*; de 19 espèces de *Murinae*; de 9 espèces de *Cricetinae*; de 8 espèces de *Gerbillinae*[1]; de 19 espèces de *Microtinae*; de 11 espèces de *Microtus*.

En utilisant les « Statistical Tables and Formulas » de A. Hald (1952) il est possible de déterminer les limites fiduciaires ci-dessous.

Si, pour les Euthériens, par exemple, je calcule la fréquence des formules comprises entre 40 et 56 dans l'échantillon, je trouve $\frac{72}{104} = 0{,}692$; les valeurs trouvées dans la table nous indiquent que la fréquence Θ des formules 40-56 dans la population doit être comprise entre 0,591 et 0,777 (limites à 5%) ou entre 0,561 et 0,850 (limites à 1%), c'est-à-dire qu'il est très improbable, qu'il n'y a

[1] *Tatera indica* ne figure pas dans ce matériel.

Population	n	x	Limites à 5 %	Limites à 1 %
Euthériens	104	72	0,591 — 0,777	0,561 — 0,800
	(x')	80	0,676 — 0,846	0,647 — 0,866
Muridae	55	43	0,649 — 0,881	0,611 — 0,904
Murinae	19	18	0,740 — 0,999	0,669 — 1,000
Cricetinae	9	5	0,212 — 0,863	0,146 — 0,913
Gerbillinae	8	6	0,349 — 0,968	0,258 — 0,986
Microtinae	19	14	0,488 — 0,909	0,418 — 0,932
Microtus	11	7	0,308 — 0,891	0,233 — 0,931

n = effectif de l'échantillon.
x = nombre de formules comprises entre 40 et 56.
x' = nombre de formules comprises entre 38 et 60.

respectivement qu'une probabilité de 5% ou de 1%, pour que la fréquence Θ se trouve en dehors de ces limites; en prenant, toujours pour les Euthériens, x' compris entre 38 et 50, nous obtenons un rapport $\frac{x'}{n}$ égal à $\frac{80}{104}$, soit 0,769. Les limites fiduciaires sont alors de 0,676-0,846 (5%) et 0,647-0,866 (1%).

Si nous considérons alors les trois premiers cas, soit ceux où l'échantillon est suffisamment grand, nous pouvons dire qu'il est très probable que les formules 40-56 représentent sensiblement plus que la moitié des formules chromosomiques dans la population. Quant aux résultats obtenus dans les sous-familles ou dans le genre *Microtus*, ils se fondent sur des échantillons trop peu abondants pour que les limites fiduciaires soient suffisamment resserrées. Cependant, aucune des valeurs trouvées ne contredit la conclusion tirée de l'analyse des chiffres relatifs aux Euthériens, aux *Muridae* et aux *Murinae*. Il faut encore souligner que les calculs énoncés plus haut sont fondés sur une population supposée infinie. Dans le cas réel d'une population finie, la correction serait très faible et n'affecterait que de quelques pour mille les fréquences estimées.

Un point sur lequel la critique pourrait porter, c'est sur le caractère de nos échantillons: peuvent-ils être considérés comme tirés au hasard ? Il est certain que l'analyse a porté essentiellement sur des Mammifères domestiques ou très répandus ou de petite taille. Aucune de ces particularités n'étant liée fonctionnellement

ou en corrélation avec la formule chromosomique, il semble que l'on puisse considérer que nos échantillons remplissent les conditions requises par le calcul des probabilités.

Reprenant une ancienne hypothèse de Painter (1925), White (1945) et moi-même (1945, 1949) avons admis que le nombre modal des Euthériens était égal à 48. Makino (1952), n'ayant trouvé que

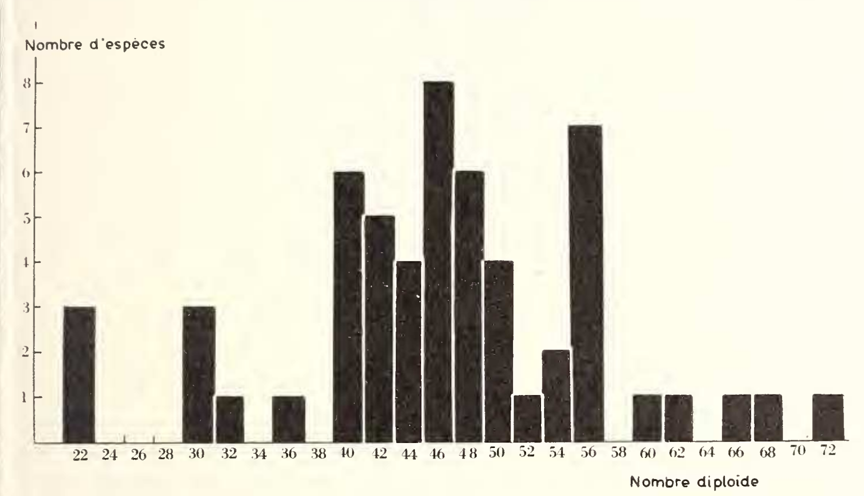
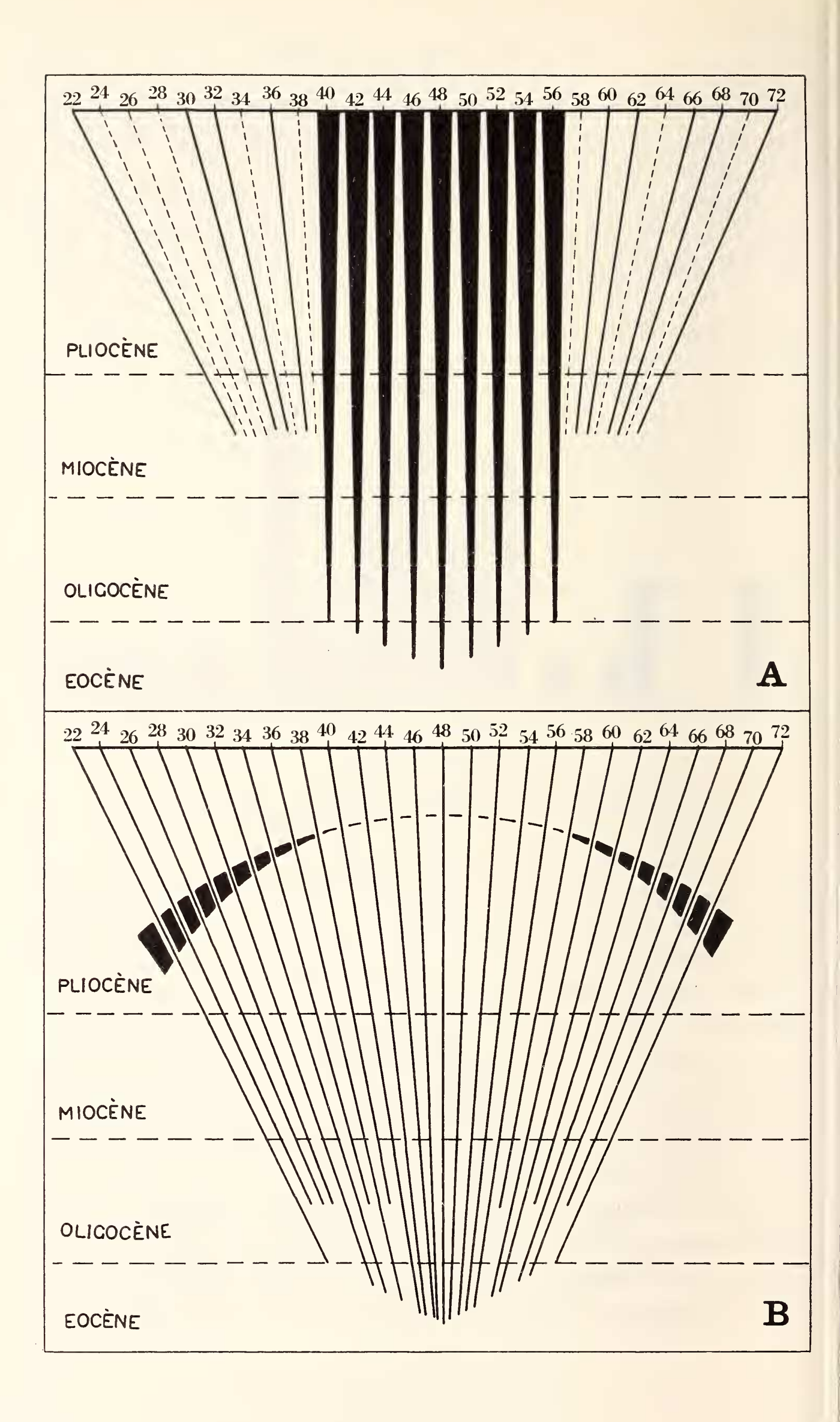


Schéma IV.

Les nombres diploïdes et leur fréquence chez 56 espèces de *Muridae*.

quatre fois le chiffre 48, sur 48 Euthériens qu'il a examinés, estime que cette hypothèse est insoutenable. Or, nous venons de voir que les nombres diploïdes des Euthériens en général, et des *Muridae* en particulier, doivent être en majorité compris entre 40 et 56, valeurs dont 48 représente la moyenne arithmétique. Il est alors tentant de conserver cette notion de nombre modal, mais en renonçant à une précision qui naturellement demeure très conjecturale, en admettant 48 $\pm$ 8 comme correspondant aux chiffres qui sont le plus souvent représentés. Allant plus loin, il apparaît assez vraisemblable que nous avons là des valeurs primitives (discussion dans « Les chromosomes des Vertébrés »).

Pour les *Muridae* (sch. IV), l'éventail des nombres diploïdes va actuellement de 22 à 72. Nous pouvons alors nous demander si ces limites seront dépassées lorsque notre « échantillon » sera plus grand. Pour la limite inférieure, la chose me paraît douteuse: *Sorex*


22
24
26
28
30
32
34
36
38
40
42
44
46
48
50
52
54
56
58
60
62
64
66
68
70
72
PLIOCÈNE
MIOCÈNE
OLIGOCÈNE
EOCÈNE
A
22
24
26
28
30
32
34
36
38
40
42
44
46
48
50
52
54
56
58
60
62
64
66
68
70
72
PLIOCÈNE
MIOCÈNE
OLIGOCÈNE
EOCÈNE
B

araneus ♂ a 23 chromosomes (Bovey, 1949) et trois *Cricetinae* paléarctiques en ont 22 (Matthey, 1951, 52). Dans les quatre cas, tous les chromosomes sont métacentriques et chez *Sorex* il est apparu un complexe sexuel multiple, ce qui indique, comme je l'ai montré plus haut, que toutes les fusions centriques possibles ont été réalisées. La limite supérieure ne correspond pas, par contre, aux nombres diploïdes les plus élevés que nous connaissions chez les Rongeurs: Cross (1931) a compté 86 chromosomes chez *Dipodomys merriani*, un *Heteromyidae*, et 84 chez le *Geomyidae*, *Geomys breviceps*. Je n'ai pu me procurer le *Geomys* étudié par Cross; par contre, chez *Dipodomys merriami*, j'ai compté 70 chromosomes et non 86. *Tatera indica* est dotée de 72 chromosomes, mais le fait que chez *Microtus socialis* (2 **N** = 64) les métaphases I montrent fréquemment un nombre assez élevé d'univalents semble montrer que, chez les *Microtinae* tout au moins, nous approchons de la limite supérieure possible, les chromosomes les plus petits n'étant plus assez longs pour que l'établissement d'un chiasma au moins soit assuré. La limite inférieure se traduit donc par un assortiment purement métacentrique, la limite supérieure par une longueur critique des plus petits éléments. Cette longueur critique doit varier d'un groupe à l'autre, comme le prouve l'existence des microchromosomes de nombreux Reptiles qui, par ailleurs, semblent souvent en cours d'élimination. Enfin, l'évolution vers les nombres inférieurs implique une perte de centromères, le nombre de ceux-ci devant augmenter dans le cas d'une évolution vers les valeurs numériques supérieures.

Schéma V.

Les deux possibilités d'évolution chromosomique chez les *Muridae*.

A: A partir d'un nombre primitif inconnu, vraisemblablement compris entre 40 et 56, l'évolution se fait, dans la majorité des cas, entre ces limites; les valeurs supérieures ou inférieures sont rares. — B: Toutes les valeurs comprises entre 22 et 72 ont la même chance de se réaliser. Mais les combinaisons inférieures à 40 ou supérieures à 56 sont moins favorables et sont donc plus fréquemment éliminées par la sélection, d'où leur rareté relative. En A, les traits obliques pointillés correspondent à des nombres diploïdes qui ne sont pas encore connus; les traits obliques pleins répondent aux nombres diploïdes effectivement connus; l'épaisseur des traits verticaux symbolise le nombre élevé d'espèces comprises entre 40 et 56. En B, l'épaisseur du trait arqué représente l'efficacité d'une sélection d'autant plus intense que l'on se dirige vers les valeurs extrêmes; les traits obliques les plus courts correspondent à des formules qui n'ont pas été observées.

Dès lors, il n'y a plus, me semble-t-il, que deux possibilités d'évolution chromosomique (sch. V). Rappelons que le groupe des Rongeurs a dû s'isoler au Paléocène; dès la fin de l'Eocène, des *Muridae* typiques apparaissent et la différentiation de la famille se poursuit à l'Oligocène et au Miocène. Nous pouvons considérer comme très vraisemblable que les *Muridae* primitifs possédaient de 40 à 56 chromosomes. Dans l'hypothèse *A* (sch. V), nous admettons que le groupe évolue et produit de nombreuses espèces qui restent dans les fréquences modales de 40-56 et s'en écartent relativement rarement. D'où la conclusion précitée que plus de la moitié des *Muridae* possèdent de 40 à 56 chromosomes. L'autre possibilité, *B* (sch. V), consiste à supposer que n'importe quelle formule, de 22 à 72, est également probable, mais que la sélection tend à éliminer les combinaisons qui s'écartent le plus des fréquences modales, et ce, pour des raisons qui ne nous sont pas actuellement compréhensibles mais pourraient se rattacher à des questions de mécanique cinétique.

Une espèce à chromosomes nombreux doit théoriquement posséder un pouvoir d'adaptation plus grand que celle dont le nombre de chromosomes est peu élevé: en effet, les mutations éventuelles se dégageront plus vite dans les générations successives, si les groupes de « linkage » sont moins grands. Mais ceci n'est vrai que si la fragmentation du génome n'est pas compensée chez les espèces à nombre diploïde peu élevé, par un taux élevé de *crossing-over*. Pour me rendre compte du poids de ce facteur, j'ai étudié le comportement des tétrades, de la diploténie à la diacinèse, chez le Mammifère euthérien où le nombre diploïde est le plus faible que nous connaissions (2 **N** = 22), soit chez *Cricetulus migratorius*. Si nous considérons les fig. 95, 96, 97 (diploténie), nous trouvons, pour les 30 bivalents autosomiques, un nombre de chiasmas égal à 60; à la diacinèse, les 10 tétrades autosomiques de la figure 98 montrent encore 19 chiasmas terminalisés ou en cours de liquidation. Il y a donc une moyenne de 2 chiasmas par bivalent diplotène, alors que, chez la Souris, Crew et Koller (1932) en comptent 2,4 à la diploténie et 1,47 à la métaphase I; de son côté, Bryden (1933), donne, pour le Rat, les chiffres de 2,09 (diploténie) et 1,59 (métaphase I). Nous pouvons conclure que chez *Cricetulus* il y a en moyenne un chiasma par bras et que, par conséquent, les *crossing-over* ne compensent absolument pas la répartition des gènes entre des chromosomes nombreux.

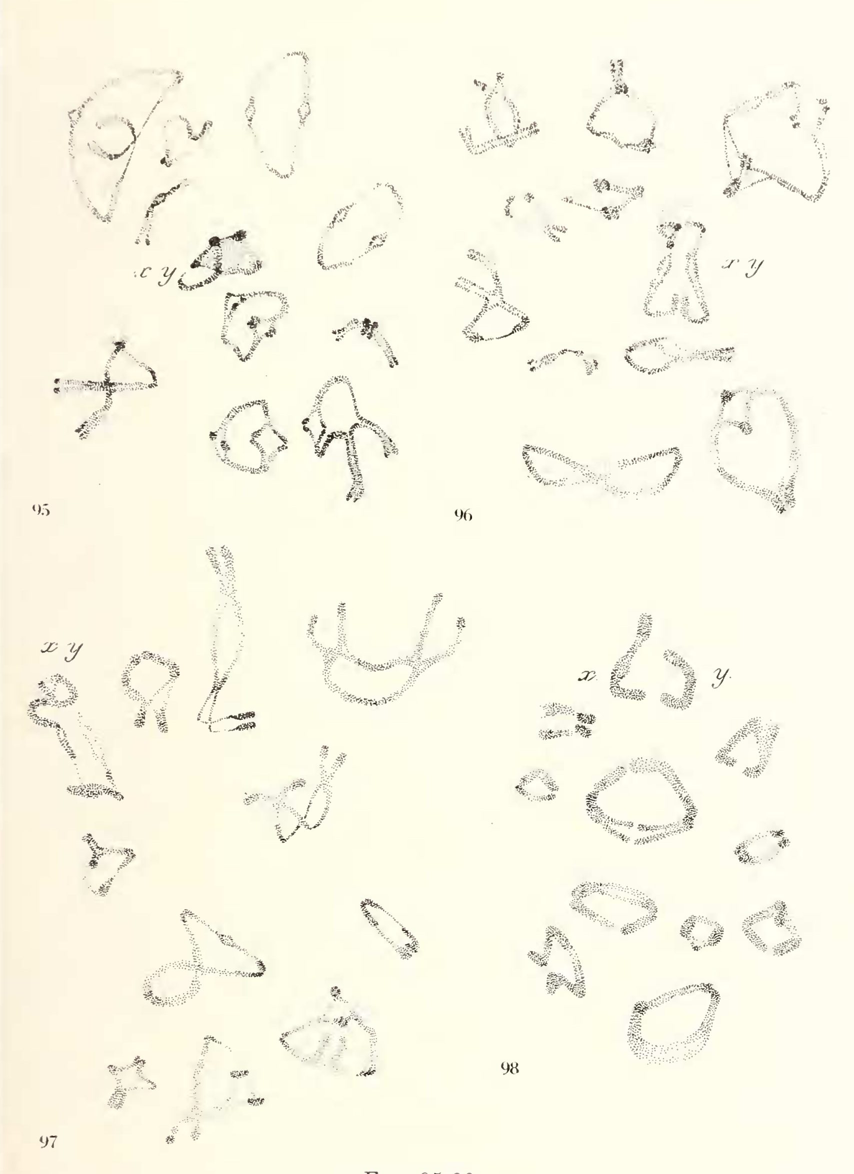


Fig. 95-98.

Cricetulus migratorius.

Diploténies et diacinèse. × 3.160.

II. *Le nombre de bras et son évolution.*

Examinons maintenant les processus de l'évolution chromosomique. Et tout d'abord quelle est l'importance des fusions centriques, si grande dans certains groupes, les Reptiles par exemple ? Notre enquête est ici limitée par la difficulté qu'il y a à évaluer la position du centromère, par conséquent, le nombre de bras. Pour les grands chromosomes, cette évaluation est assez aisée, mais pour les petits éléments elle est impossible. Une application stricte de la règle de Robertson n'est ici pas de mise; cependant, l'examen des figures de ce mémoire montre que, d'une façon générale, il y a d'autant plus de métacentriques que le nombre de chromosomes est moins élevé: en ne tenant compte que des grands éléments, nous constatons que *Microtus kikuchii* et *M. ratticeps* (2 **N** = 30), *M. arvalis*, *M. incertus*, *M. orcadensis*, *M. pennsylvanicus* (2 **N** = 46), *M. Agrestis* (2 **N** = 50), *M. guentheri* (2 **N** = 54), *M. nivalis* (2 **N** = 56) ont des nombres fondamentaux respectivement égaux (chez la ♀) à 58, 58, 58, 58, 58, 52, 52, 56, 60, c'est-à-dire très proches les uns des autres. Les genres voisins nous fournissent des confirmations intéressantes: *Arvicola scherman* (2 **N** = 36), *Clethrionomys glareolus*, *Cl. gapperi* (2 **N** = 56), *Pitymys fatioi* (2 **N** = 50) ont en effet des **N.F.** de 50, 58, 58, 52. Par contre, *Microtus socialis* (2 **N** = 62), avec son **N.F.** de 64, se situe un peu en dehors; il n'en reste pas moins que, pour des nombres 2 **N** allant de 30-62, nous avons des **N.F.** compris entre 52 et 64; de 32, l'écart passe à 12.

Chez les *Gerbillinae*, nous retrouvons également une relation du même type: ne citons ici que les cas extrêmes: *Gerbillus pyramidum* a 40 chromosomes métacentriques (**N.F.** = 80), *Tatera indica* 70 autosomes acrocentriques et 2 **X** métacentriques, soit 74 bras.

Si, dans les deux sous-familles précitées, le rôle des fusions centriques apparaît prépondérant, il n'en est pas de même chez les *Cricetinae* et les *Murinae*.

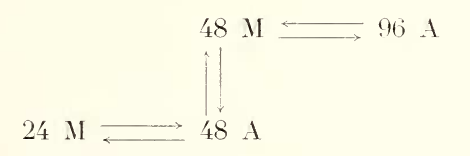
Chez les *Cricetinae* paléarctique (Matthey, 1952), nous avons deux espèces de *Mesocricetus* qui, avec leurs 44 et 42 chromosomes sont contenues dans la bande des valeurs modales; *Tscherkia triton* (Makino, 1951), *Cricetulus griseus*, *Cr. migratorius* et *Cricetus cricetus* ont respectivement 30, 22, 22, 22 chromosomes. La formule

de *Tscherkia* est aisément réductible, par mécanisme robertsonien, à celles des *Cricetulus* (MATTHEY, 1952) et les éléments de ces derniers sont tous métacentriques. Nous devrions nous attendre que les 44-42 chromosomes des *Mesocricetus* soient acrocentriques: il n'en est rien puisque 16 paires au moins sont typiquement métacentriques. [1]

Or, si nous examinons les *Murinae* dont les nombres diploïdes sont contenus dans la bande des valeurs modales, nous constatons que la plupart des éléments sont ici acrocentriques (*Mus*, *Apodemus*, *Rattus*, *Nesokia*), mais il y a également des exceptions, tel *Bandicota* (Makino, 1944) qui possède 46 chromosomes dont 11 paires métacentriques (**N.F.** = 68); et, d'autre part, le *Micromys minutus* (MAKINO, 1944) a 68 éléments, avec un **N.F.** de 70 environ. Comme le *Gerbillinae*, *Gerbillus pyramidum*, est doté de 40 chromosomes métacentriques, le rapprochement de ces divers cas nous démontre l'importance des processus d'inversion péricentrique. En effet, si le nombre de bras (= **N.F.**) est voisin, chez beaucoup de *Muridae* de 70, nous devons admettre que les 40 chromosomes acrocentriques de *Mus* étaient primitivement métacentriques en majorité et que, par conséquent, les formules de type *Mesocricetus*, dans la bande des fréquences modales, ont retenu un caractère plus archaïque que celles de type *Mus*. Il est certain que ces processus évolutifs sont très compliqués: pour passer d'une formule *Mesocricetus* à une formule *Cricetuluss* (évidemment secondaire) nous devons recourir au schéma suivant:

44 M ——→ 44 A (par inversion);
44 A ——→ 22 M (par fusion centrique).

Et, si nous généralisons, en prenant 48 comme point de départ, nous obtenons les possibilités suivantes:



[1] Dans un travail paru récemment, SACHS (1952) s'efforce de prouver que *Mesocricetur* est un polyploïde issu du croisement *Cricetus* + *Cricetulus*. J'ai examiné en 1952 l'hypothèse de la polyploïdie et montré qu'elle est insoutenable.

Si, au lieu de 48, nous choisissons 44 comme nombre modal, nous avons alors:

$$\begin{array}{ccc} & 44\ M & \rightleftarrows & 88\ A \\ & \updownarrow & & \\ 22\ M & \rightleftarrows & 44\ A & \end{array}$$

où les valeurs extrêmes coïncident mieux avec les chiffres connus de 22 *(Cricetulus)* et de 84 *(Geomys).*

III. *Chromosomes et Taxonomie.*

Notre enquête sur la cytologie comparée des *Muridae* nous autorise à émettre quelques conclusions provisoires intéressant la taxonomie.

La division en sous-familles n'est pas fondée cytologiquement chez les *Murinae* et les *Microtinae* où il existe plusieurs types d'hétérochromosomes; par contre les *Cricetinae* paléarctiques et les *Gerbillinae* se rattachent tous au type *H*. Les *Cricetinae* paléarctiques forment un groupe homogène et nettement différent des *Cricetinae* néarctiques.

A l'échelle du genre, la distinction entre *Nesokia* et *Bandicota* semble plus profonde que ne le supposent les systématiciens. Dans le grand genre *Microtus*, l'analyse cytologique distingue actuellement trois groupes, d'après la morphologie des chromosomes sexuels.

1° *M. arvalis*, *incertus*, *orcadensis*, *pennsylvanicus*, *guentheri*, *socialis*.

2° *M. kikuchii*, *ratticeps*, *nivalis*.

3° *M. agrestis*.

Ces coupures ne coïncident pas, en général, avec celles de la taxonomie.

Au niveau de l'espèce, il existe deux groupes de *Meriones*, les uns à 44, les autres à 60 chromosomes. *Mesocricetus brandti* est chromosomiquement distinct de *M. auratus* et peut être considéré comme une « bonne » espèce. Chez les *Microtinae*, j'avais déjà montré que *Microtus pennsylvanicus* (néarctique) n'est vraisemblablement pas très voisin de *M. agrestis* (paléarctique), bien que les systématiciens considèrent ces deux espèces comme « jumelles ».

Par contre, *Clethrionomys gapperi* (néarctique) et *Cl. glareolus* (paléarctique) sont cytologiquement identiques, de même que *Cl. rufocanus*, *Cl. rutilus* (Makino, 1952).

Microtus incertus n'est probablement qu'une race de *M. arvalis :* il y a identité chromosomique et les deux formes ont été croisées sans difficulté. *Microtus orcadensis* appartient incontestablement au groupe d'*arvalis*, ce qui confirme pleinement l'idée que les systématiciens s'étaient faite de l'origine de cette forme insulaire.

CONCLUSIONS

1. L'auteur a étudié 15 espèces et 1 sous-espèce de *Muridae* nouvelles pour la cytologie. Il a d'autre part revu les données antérieures relatives à 14 espèces.

2. Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples a été rencontré chez *Gerbillus pyramidum*.

3. La post-réduction facultative n'existe chez aucun *Muridae*. La conception de Koller-Darlington n'est plus admissible.

4. L'existence d'une bande de valeurs modales est statistiquement établie.

5. Des conclusions provisoires sur l'évolution chromosomique et les relations de la cytologie avec la taxonomie sont formulées.

BIBLIOGRAPHIE

1923. Agar, W. E. *The male meiotic phase in two genera of marsupials (Macropus and Petaurides).* Q. J. M. Sc., *58*.

1949. Bovey, R. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores.* R. S. Zool., *56*.

1933. Bryden, W. *The effect of sex on the frequency of chiasma formation and its relation to crossing-over in the Wister Rat.* Cytologia. *4*.

1931. Cross, J. C. *A comparative study of the chromosomes of rodents.* Journ. Morph., *52*.

1938. —— *Chromosomes of the genus Peromyscus.* Cytologia, *8*.

1940, 1941, 1949. Ellerman, J. R. *The families and genera of living rodents.* London.

1950. Hughes-Schrader, S. *The chromosomes of mantids (Orthoptera: Manteidea) in relation to taxonomy.* Chromosoma, *4.*

1936. Koller, P. C. *Chromosome behaviour in the male ferret and mole during anoestrus.* Proc. R. Soc., London, B *121.*

1937. —— *The genetical and mechanical properties of sex chromosomes.* III. Man. Proc. R. Soc., Edinburgh, *57.*

1938. —— *The genetical and mechanical properties of sex chromosomes.* IV. The golden Hamster. J. G., *36.*

1951. —— *The genetical and mechanical properties of sex chromosomes.* VII. *Apodemus sylvaticus* and *A. hebridensis.* J. G., *41.*

1934. Koller, P. C. and Darlington, C. D. *The genetical and mechanical properties of the sex chromosomes.* I. *Rattus norvegicus,* ♂. J. G., *29.*

1941. Makino, S. *Studies on the murine chromosomes. I. Cytological investigation of Mice included in the genus Mus.* Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ., VI, 7.

1943. —— *Studies on the murine chromosomes.* III. *A comparative study of chromosomes in five species of Rattus.* Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ., VI, *9.*

1944. —— *Studies on the murine chromosomes.* IV. *The karyotypes of the Mole-rat and the Harvest-mouse.* Cytologia, *13.*

1947. —— *Notes on the mammalian sex chromosomes, with special reference to their type of conjugation and segregation in the first division.* Zool. Mag. (Tokyo), *57.*

1950. —— *Studies on murine chromosomes.* VI. *Morphology of the sex chromosomes in two species of Microtus.* Annot. Zool. Jap., *23.*

1951. —— *Studies on the murine chromosomes.* V. *A study of the chromosomes in Apodemus with reference to the sex chromosomes in meiosis.* Journ. Morph., *88.*

1951. —— *Karyotype of Tscherkia triton (Muridae-Cricetinae).* Kromosomo, *8.*

1952. —— *A contribution to the study of the chromosomes in some asiatic mammals.* Cytologia, *16.*

1952. Makino, S. and Nishimura, I. *Water-pretreatment squash technic. A new and simple practical method for the chromosome study of animals.* Stain techn., *27.*

1938. Matthey, R. *Contribution nouvelle : l'étude des hétérochromosomes chez les Mammifères et singulièrement chez les Rongeurs.* J. G., *36.*

1945. —— *L'évolution de la formule chromosomiale chez les Vertébrés.* Experientia, *1.*

1947. —— *Encore les hétérochromosomes des Apodemus.* Arch. J. Klaus Stift., *22.*

1947. —— *Quelques formules chromosomiales.* Sc. Genet., *3.*

1949. —— *Les chromosomes des vertébrés.* Rouge, Lausanne.

1950. —— *Les chromosomes sexuels géants de Microtus agrestis L.* Cellule, *53.*

1951. —— *La formule chromosomique de Microtus orcadensis Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique.* R. S. Zool., *58.*

1951. —— *The chromosomes of the vertebrates.* Advances in Genetics, *4.*

1951. —— *Chromosomes de Muridae.* Experientia, *7.*

1952. —— *Chromosomes de Muridae* (II). Ibid., *8.*

1952. —— *Chromosomes de Muridae* (III). Ibid., *8.*

1952. —— *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae).* Chromosoma, *5.*

1935. Matthey, R. et Renaud, R. *Le type de digamétie mâle et les chromosomes chez deux campagnols.* C. R. S. B., *120.*

1912. Miller, G. *Catalogue of the mammals of Western Europe.* London.

1928. Minouchi, O. *On the fixation of chromosomes in mammals and some other animals.* Jap. Journ. Zool., *1.*

1934. Minouchi, O. and Ohta, T. *On the number of chromosomes and the type of sex chromosomes in man.* Cytologia, *5.*

1947-1949. Muldal, S. Voir: 38e, 39e *et* 40e « Annual report » John Innes Horticultural Institution, Hertford.

1935. Oguma, K. *On the sex chromosomes of rate and mice.* Proc. Jap. Assoc. Adv. Sc., 10.

1937. —— *Absence of the Y-chromosome in the vole, Microtus montebelli Edw. with supplementary remarks on the sex chromosomes of Evotomys and Apodemus.* Cytologia, Fujii Jub. Vol.

1925. Painter, T. S. *Chromosome numbers in mammals.* Sci., *61.*

1938. Renaud, P. *La formule chromosomiale chez sept espèces de Muscardinidae et de Microtinae.* R. S. Zool., *45.*

1952. Sachs, L. *Polyploid evolution and mammalian chromosomes.* Heredity, 6.

1952. Sharman, G. B. and Barber, H. N. *Multiple sex-chromosomes in the marsupial Potorous.* Heredity, 6.

1950. Sharman, G. B., McIntosh, A. J. and Barber, H. N. *Multiple sex chromosomes in the marsupials.* Nature, London, *166.*

1935. Tateishi, S. *On the sex chromosomes of 11 species of the Muridae.* Proc. Jap. Assoc. Adv. Sc., *10.*

1952. Tobias, P. V. *The chromosome complement of the gerbil Tatera brantsii draco.* S. Afr. Journ. Sci., 48.

1945. White, M. J. D. *Animal cytology and evolution.* Cambridge.

EXPLICATION DES PLANCHES

Les microphotographies ont été faites d'après des préparations par écrasement (Makino et Nishimura) colorées au Feulgen et en usant de la combinaison optique suivante: immersion $^1/_{16}$ X oculaire compensateur 8 (Leitz). Le grossissement est alors de 600 diamètres. Les positifs ont été agrandis trois fois, pour être ramenés à 1.620 par la reproduction.

Planche 7

Ph. 1-2	*Apodemus sylvaticus;* métaphase I.
Ph. 3	*Rattus norvegicus;* métaphase I.
Ph. 4-11	*Nesokia indica;* ph. 4-5, métaphases spermatogoniales; ph. 6-10, métaphases I; ph. 11, prophase spermatogoniale.
Ph. 12-14	*Peromyscus leucopus;* ph. 12 et 14, métaphases I; ph. 13, métaphase spermatogoniale.
Ph. 15-16	*Neotoma floridana;* ph. 15, métaphase I; ph. 16, métaphase spermatogoniale.
Ph. 17	*Cricetulus migratorius;* métaphase spermatogoniale.
Ph. 18-19	*Mesocricetus auratus;* métaphases I.
Ph. 20	*Mesocricetus brandti;* métaphase spermatogoniale.
Ph. 21-22	*Tatera indica;* métaphases I.

Planche 8

Ph. 23	*Tatera indica;* métaphase spermatogoniale.
Ph. 24-41	*Gerbillus pyramidum;* ph. 24-26, métaphases spermatogoniales; ph. 27-40, métaphases I; ph. 41, métaphase II.
Ph. 42-43	*Meriones persicus;* ph. 42, métaphase spermatogoniale; ph. 43, métaphase II.
Ph. 44-45	*Meriones crassus;* ph. 44, métaphase spermatogoniale; ph. 45, métaphase I.
Ph. 46-47	*Meriones shawi;* ph. 46, métaphase spermatogoniale; ph. 47, métaphase I.
Ph. 48	*Meriones lybicus;* métaphase I.
Ph. 49	*Meriones lybicus erythroura;* métaphase spermatogoniale.

Planche 9

Ph. 50 et 52-54	*Rhombomys opimus;* ph. 50 et 52, métaphases spermatogoniales; ph. 53-54, métaphases I.
Ph. 51	*Meriones lybicus erythroura;* métaphase spermatogoniale.

Ph. 55-58 *Clethrionomys gapperi;* ph. 55, métaphase spermatogoniale; ph. 56-57, métaphases I; ph. 58, métaphase II.

Ph. 59-61 *Clethrionomys glareolus;* ph. 59, métaphase L; ph. 60, métaphase spermatogoniale; ph. 61, le complexe **X-Y**, vu de profil à la métaphase I.

Ph. 62-64 *Microtus arvalis;* ph. 62, le complexe **X-Y**, vu de profil à la métaphase I; ph. 63, métaphase spermatogoniale; ph. 64, métaphase I.

Ph. 65-66 *Microtus orcadensis;* ph. 65, métaphase spermatogoniale; ph. 66, métaphase I.

Ph. 67-69 *Microtus incertus;* ph. 67 et 69, métaphases spermatogoniales; ph. 68, métaphase I.

Ph. 70 *Microtus agrestis;* métaphase spermatogoniale.

Ph. 71-72 *Microtus guentheri;* ph. 71, métaphase spermatogoniale; ph. 72, métaphase auxocytaire.

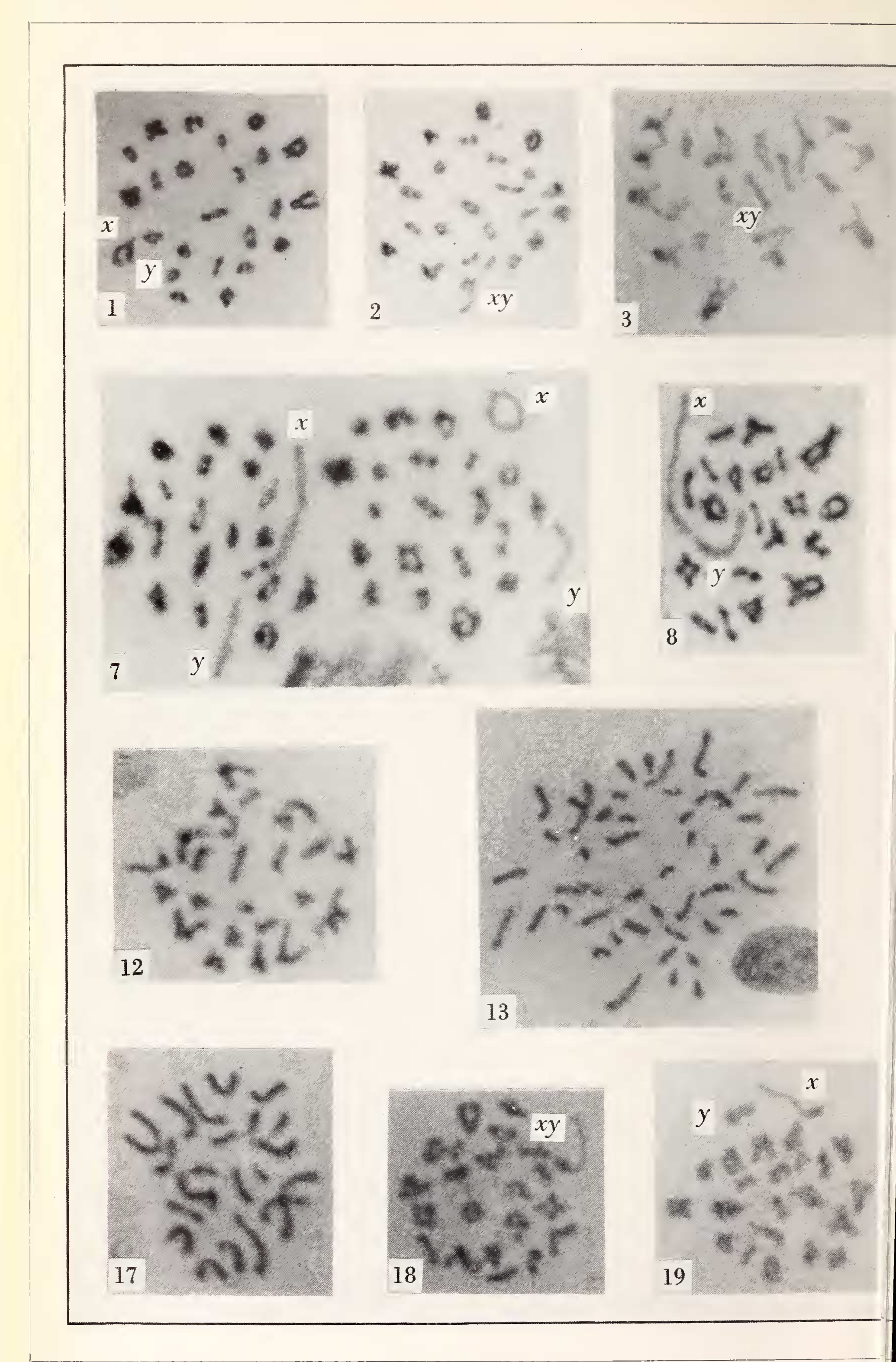
Planche 10

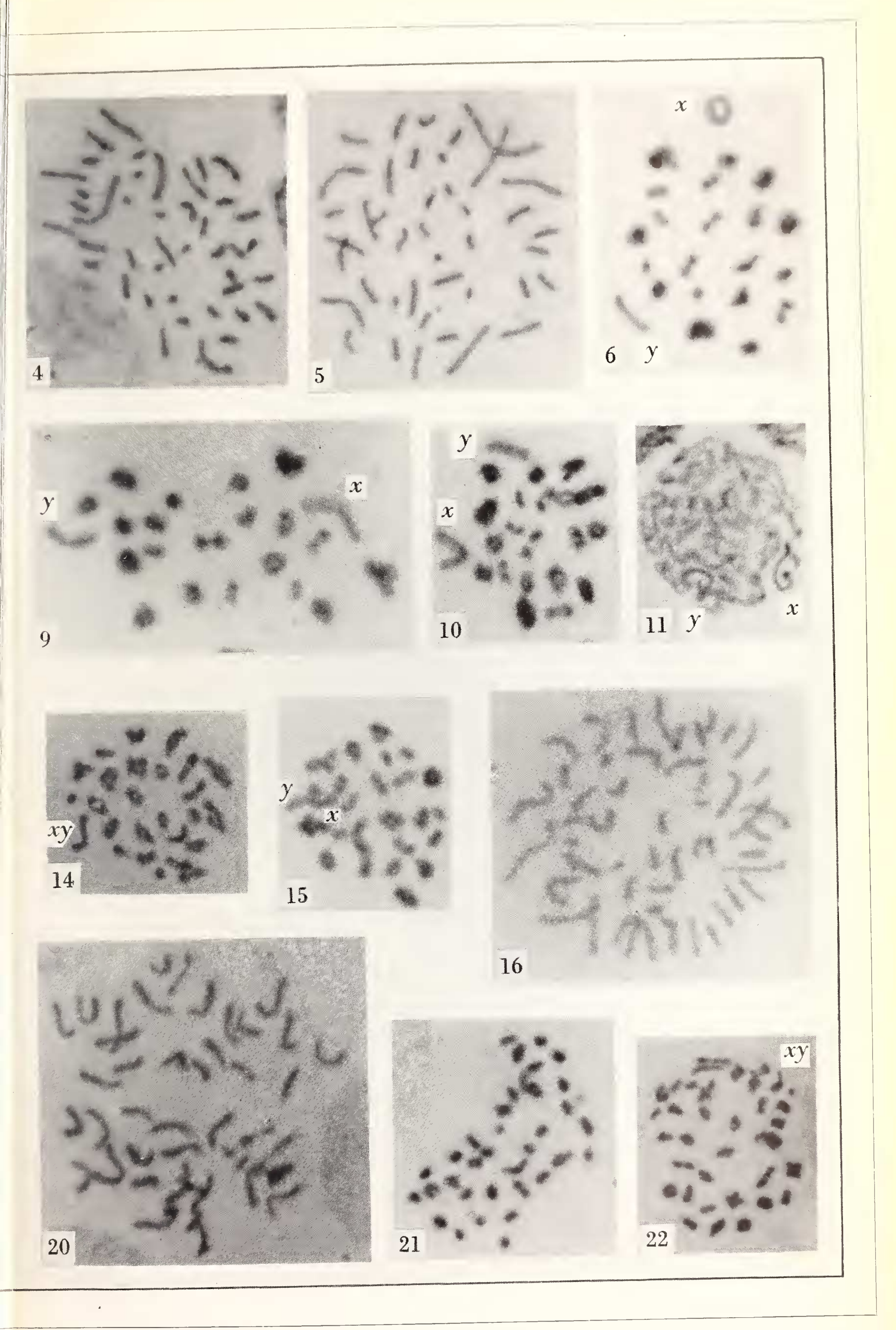
Ph. 73-76 *Microtus socialis irani;* ph. 73-74, métaphases spermatogoniales; ph. 75-76, métaphases I.

Ph. 77-78 *Microtus nivalis;* ph. 77, métaphase spermatogoniale; ph. 78, métaphase I.

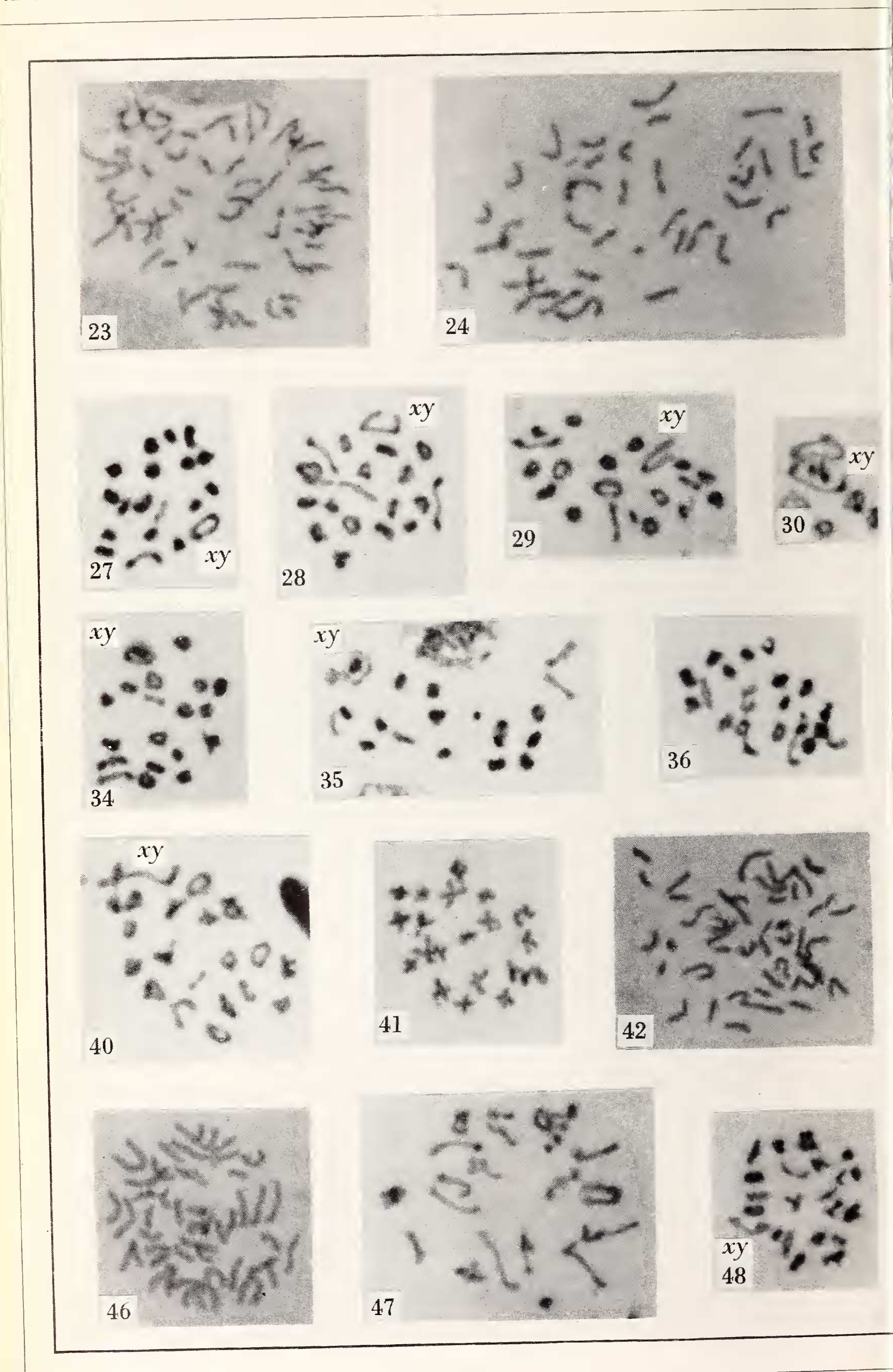
Ph. 79-82 *Pitymys fatioi*; ph. 79-80, métaphases spermatogoniales; ph. 81-82, métaphases I.

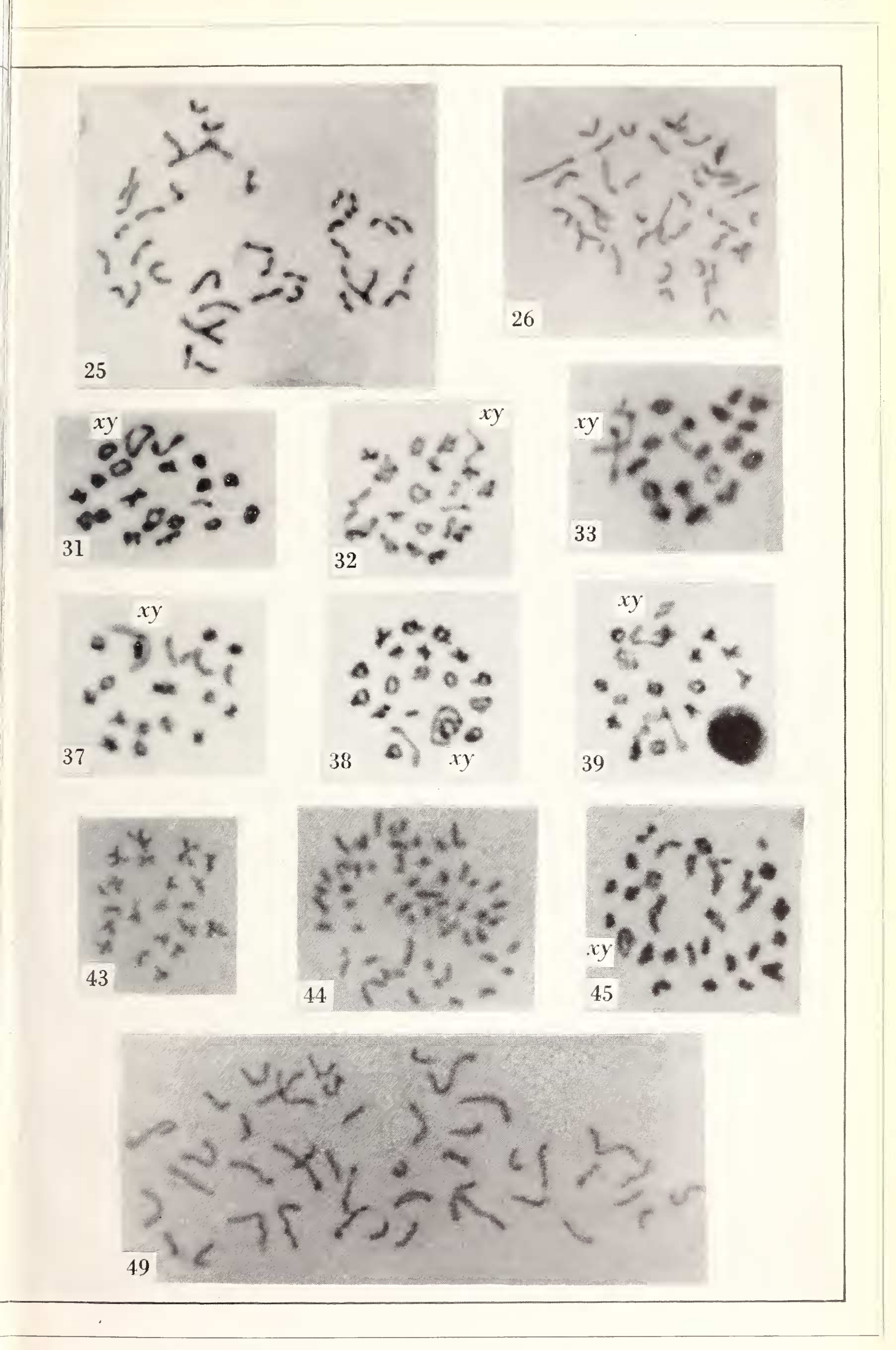
Ph. 83-84 *Arvicola scherman*; ph. 83, métaphase spermatogoniale; ph. 84, métaphase I.

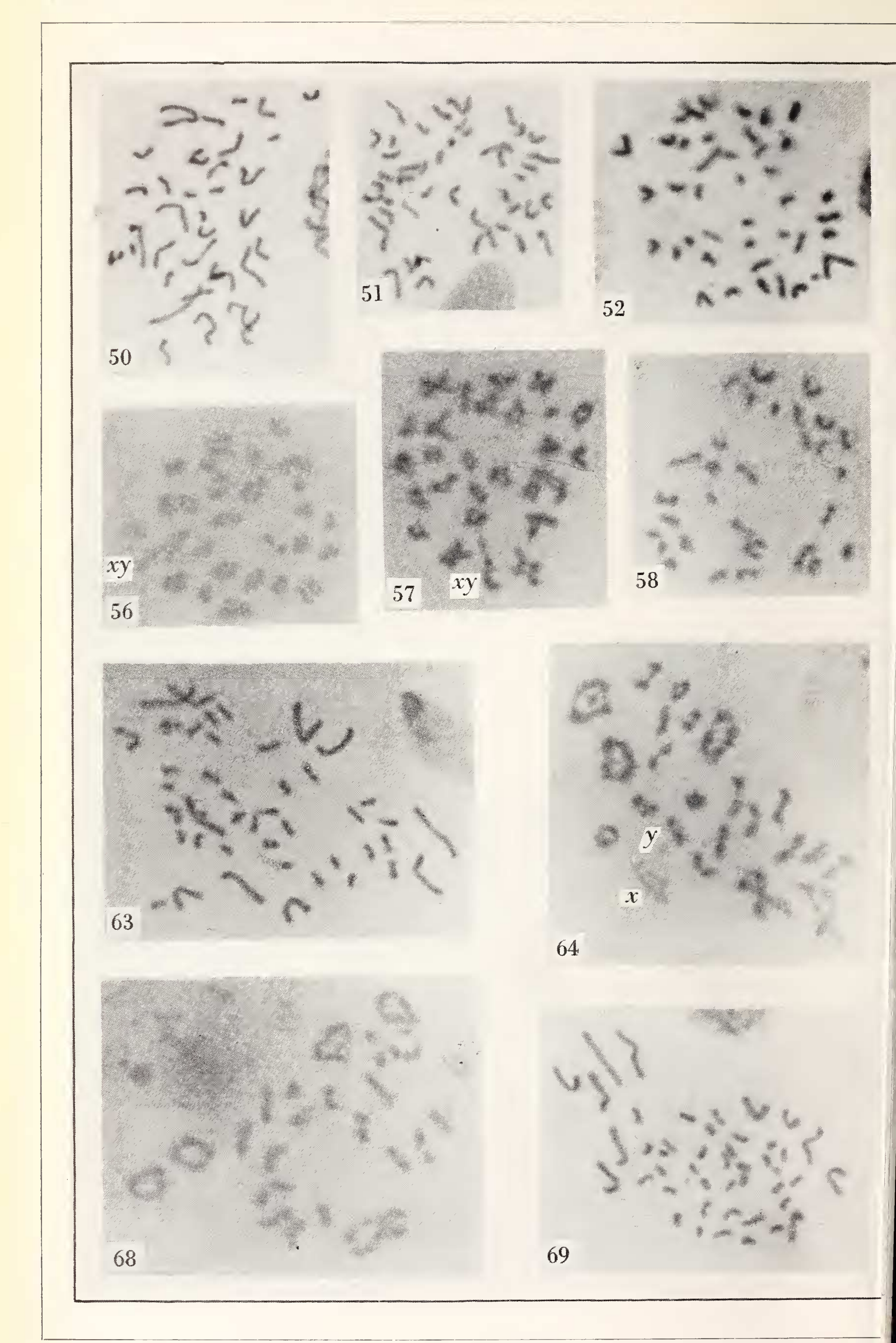

x
y
1
2
xy
xy
3
x
x
7
y
y
x
8
y
12
13
17
xy
18
x
y
19

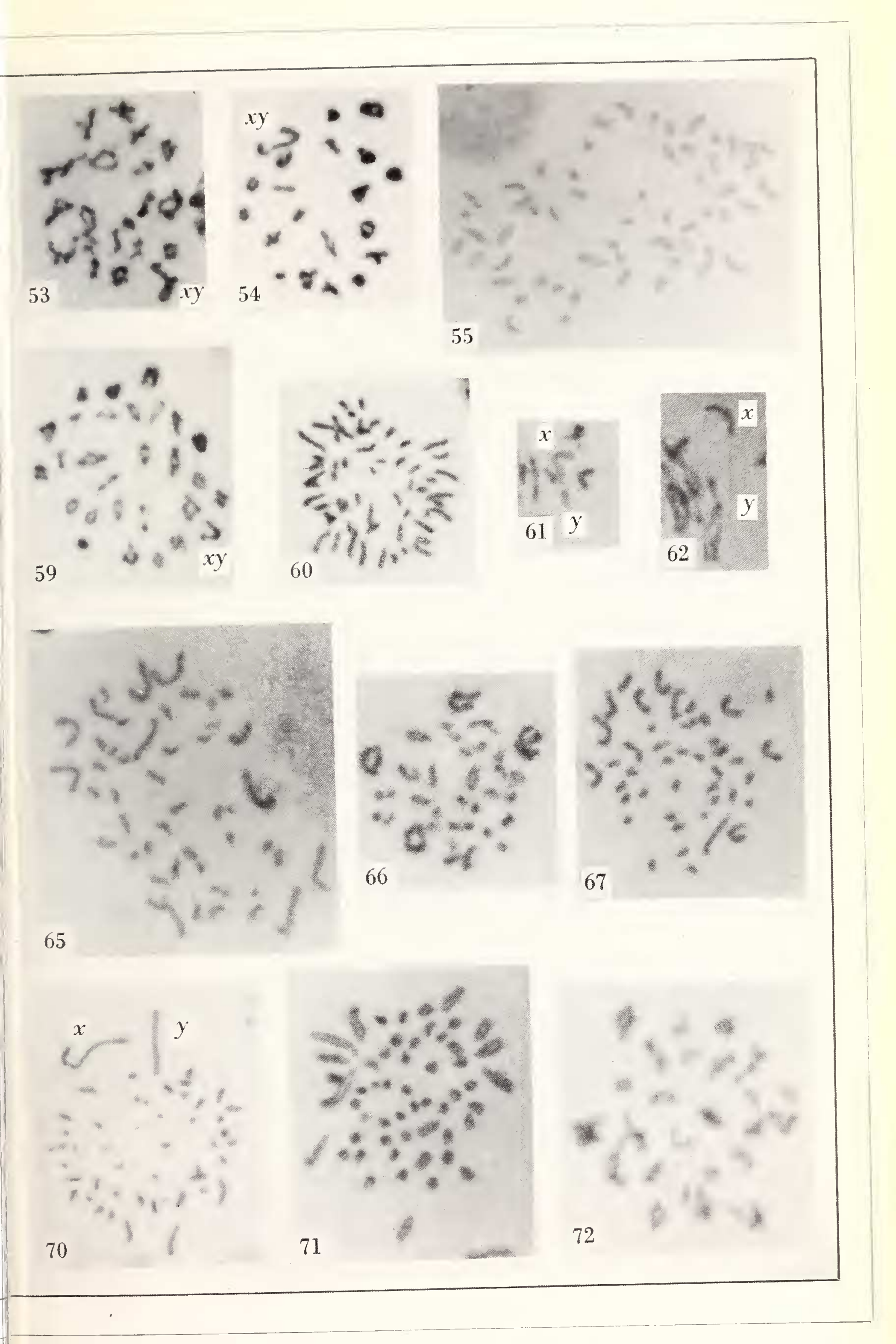


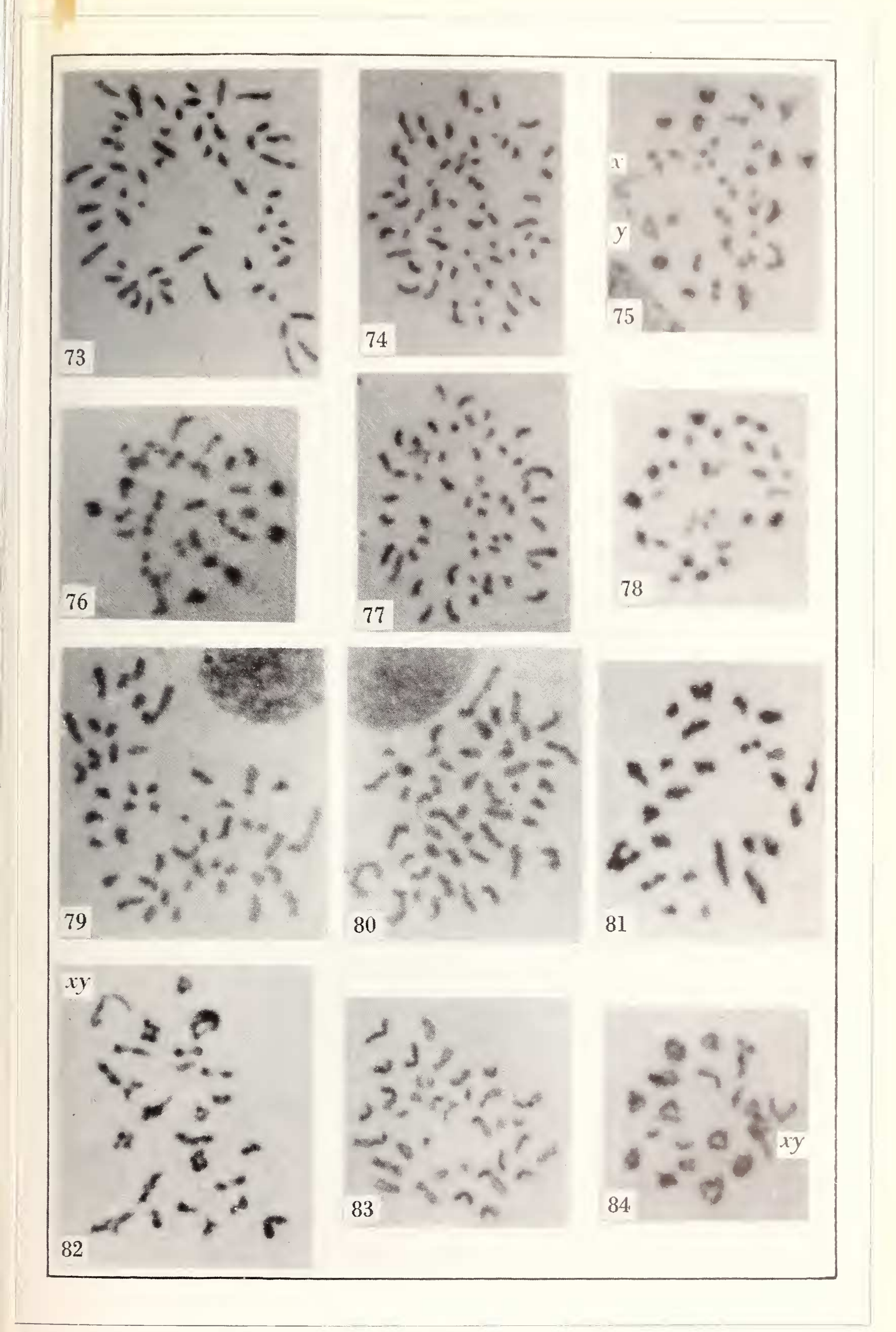
x
y
6
4
5
y
x
9
y
x
10
11
y
x
xy
14
y
x
15
16
20
21
xy
22


23
24
xy
27
xy
28
xy
29
xy
30
xy
34
xy
35
36
xy
40
41
42
46
47
xy
48


25
26
xy
31
xy
32
xy
33
xy
37
38
xy
xy
39
43
44
xy
45
49


50
51
52
xy
56
57
xy
58
63
y
x
64
68
69


53
xy
xy
54
55
59
xy
60
x
61
y
x
y
62
65
66
67
x
y
70
71
72



R. MATTHEY — CHROMOSOMES DES MURIDAE